

Universidade Federal do Rio de Janeiro

**DISTRIBUIÇÃO SAZONAL E ESPACIAL DE UMA COMUNIDADE DE
ANFÍBIOS ANUROS ASSOCIADA A UMA LAGOA TEMPORÁRIA NO
DISTRITO DA LAPINHA, LAGOA SANTA (MG).**



Breno Chaves de Assis Elias

2003

DISTRIBUIÇÃO SAZONAL E ESPACIAL DE UMA COMUNIDADE DE ANFÍBIOS
ANUROS ASSOCIADA A UMA LAGOA TEMPORÁRIA NO DISTRITO DA
LAPINHA, LAGOA SANTA (MG).

Breno Chaves de Assis Elias

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em
Ciências Biológicas (Zoologia), Museu Nacional,
Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos
requisitos necessários à obtenção do grau de Mestre em
Ciências Biológicas (Zoologia).

Orientador: Dr. Ulisses Caramaschi

Rio de Janeiro

Maio de 2003

DISTRIBUIÇÃO SAZONAL E ESPACIAL DE UMA COMUNIDADE DE ANFÍBIOS
ANUROS ASSOCIADA A UMA LAGOA TEMPORÁRIA NO DISTRITO DA
LAPINHA, LAGOA SANTA (MG).

Breno Chaves de Assis Elias

Orientador: Dr. Ulisses Caramaschi

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Aprovada por:

ULISSES CARAMASCHI

Presidente, Prof.

JOSÉ PEREZ ROMBAH JÚNIOR
Prof.

RENATO NEVES FEIO
Prof.

Rio de Janeiro

Maio de 2003

AOS MEUS PAIS,
HERÓIS E ÍDOLOS, POR TODA BATALHA E INCENTIVO, AMOR,
CARINHO, DEDICAÇÃO, CONFIANÇA E APOIO
E... À JU, POR TUDO QUE CONSTRUÍMOS.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todas as pessoas que, direta ou indiretamente, contribuíram para que você pudesse ler esta dissertação agora. De maneira especial, gostaria de dedicar este agradecimento a algumas pessoas que foram fundamentais para a realização deste trabalho, seja nos momentos difíceis ou de descontração:

Ao Dr. Ulisses Caramaschi pela orientação, incentivo, compreensão e enorme contribuição para meu progresso profissional.

Aos Drs. José P. Pombal Jr., Carlos Alberto G. Cruz, Ronaldo Fernandes, Marcelo F. Napoli, Renato N. Feio pela amizade e por todo conhecimento transmitido e compartilhado.

Ao Dr. Jaime Bertoluci, da Universidade Federal de Minas Gerais, pelo apoio durante os momentos difíceis, pelas valiosas discussões e troca de conhecimento e literatura.

Ao Dr. Nilo Bazzoli, Coordenador do Mestrado em “Zoologia de Ambientes Impactados” da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, por ter deferido meu pedido de disciplina isolada.

Ao meu Tio Zino e família, por terem me acolhido em sua casa, de forma tão afetuosa e espontânea, durante o período de provas e no início do mestrado.

Aos velhos amigos do Planalto, que sempre estiveram do meu lado e souberam entender os momentos de ausência, em especial ao “Gordo” pelas idas à rodoviária e inabalável amizade, e aos novos amigos(as) de mestrado, doutorado, e estagiários(as) também, do Museu Nacional, pelos momentos vividos.

Ao casal Patricia e Henrique, pelos conselhos, momentos de diversão e toda ajuda durante a elaboração da dissertação.

Aos amigos Gustavo (Moita), Clarissa, Daniel e Paulo, companheiros de ralação (mestrado/doutorado), pela troca de conhecimento, ajuda mútua e constante, trocas e empréstimos de bibliografia, e pelos momentos de descontração, além de todo pessoal do Laboratório de Herpetologia e de todo Departamento de Vertebrados, técnicos e funcionários do Museu Nacional.

Aos amigos e amigas da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (Kika, Dani, Érika, Flu, Kelly, Fab's e companhia) e à turma da Herpeto do Museu de Ciências Naturais (Ronald, Rubão, Samu, Bil e Cia), em especial ao Bruno, pelo companheirismo desde a universidade até os dias de hoje, pelas constantes e enriquecedoras “discussões” e também pela ajuda nos trabalhos de turno de vocalização, gravação dos cantos e documentação fotográfica de algumas espécies, utilizada para a ilustração da dissertação.

Ao amigo Mauro, pelas discussões e esclarecimentos quando das intempéries estatísticas.

Ao amigo Conrado, pelas dicas, críticas, sugestões, discussões e fundamental apoio no tratamento estatístico aplicado na dissertação.

Dedico esta dissertação em especial a:

Meus excepcionais pais e à minha irmã, que mais uma vez estiveram comigo durante estes dois anos, acreditando, confiando e participando de mais uma importante etapa da nossa vida. Ao meu pai pela companhia e ajuda nas noites de coleta, feliz quando encontrava um “bicho”, pois na maioria das vezes sua visão não lhe ajudava nas coletas. Mas, mesmo assim, enfrentou noites e noites de calor, chuva, cansaço e sono, andando comigo com a água na altura da cintura, durante a época chuvosa. Como se não bastasse, tenho que agradecer-lhes pelos inúmeros dias de insônia quando me levavam à rodoviária para pegar o ônibus das 00:45hrs ou para me buscar às 02:00 ou às 04:00 da manhã. Tenho, enfim, que expressar meu amor, orgulho e admiração à minha mãe, Prof^a. Lúcia Maria Chaves Elias, e ao meu pai e Prof. de estatística, Roberto Elias, da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, pelas inestimáveis e imprescindíveis aulas e ajuda no tratamento estatístico dos dados da dissertação.

À Juliana Nobre Vieira, ou melhor, Juju, minha namorada, que esteve sempre ao meu lado, mesmo quando não queria ir até à rodoviária para se despedir durante as inúmeras viagens ao Rio. Pela leitura do trabalho e valiosas críticas e sugestões. Por toda sua compreensão, apoio, confiança, companheirismo e, em especial, por ter se tornado minha “estagiária voluntária” nos trabalhos de campo, evitando que fizesse minhas coletas sozinho. Agüentou firme até nas horas em que se via cara a cara com as “pererecas”. Só faltou segurar uma!!!

À Luciana Barreto Nascimento, professora, orientadora, co-orientadora e, principalmente, amiga, sempre disposta a me ajudar e orientar, desde os tempos de estagiário no Museu de Ciências Naturais da PUC Minas. Por ter me agüentado sempre ligando para seu celular, para sua casa ou para o Laboratório de Herpetologia do MCN PUC Minas, atrás de conselhos e dicas ou buscando ajuda para solucionar minhas dúvidas e problemas ou ainda para me ajudar na identificação das espécies coletadas. Pelos momentos difíceis e também de descontração, seja em Belo Horizonte, no Rio ou nas viagens de campo.

ELIAS, Breno Chaves de Assis

DISTRIBUIÇÃO SAZONAL E ESPACIAL DE UMA COMUNIDADE DE ANFÍBIOS ANUROS ASSOCIADA A UMA LAGOA TEMPORÁRIA NO DISTRITO DA LAPINHA, LAGOA SANTA (MG) / Breno Chaves de Assis Elias. Rio de Janeiro: UFRJ, DV, 2003.

IV, 222f.: il.; altura do volume 2,6cm

Ulisses Caramaschi.

Dissertação (Mestrado) - UFRJ/ Departamento de Vertebrados, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), 2003.

Referências Bibliográficas: f. 197-220.

1. Distribuição espacial e sazonal. 2. Comunidade. 3. Anuros. 4. Atividade Reprodutiva. 5. Espaço Acústico. I. Caramaschi, Ulisses. II. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Departamento de Vertebrados, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia). III. Distribuição sazonal e espacial de uma comunidade de anfíbios anuros associada a uma lagoa temporária no Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG).

RESUMO

DISTRIBUIÇÃO SAZONAL E ESPACIAL DE UMA COMUNIDADE DE ANFÍBIOS ANUROS ASSOCIADA A UMA LAGOA TEMPORÁRIA NO DISTRITO DA LAPINHA, LAGOA SANTA (MG)

Breno Chaves de Assis Elias

Orientador: Dr. Ulisses Caramaschi

Resumo da Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Foi estudada uma taxocenose de anfíbios anuros em uma lagoa temporária no Distrito da Lapinha, Município de Lagoa Santa, Estado de Minas Gerais, entre janeiro e dezembro de 2002, totalizando 48 noites de observação. As observações naturalísticas eram iniciadas, em geral, antes do acaso e encerradas por volta das 23:00 hrs (horário de verão não considerado). Para o registro do turno de vocalização das espécies, as observações em três ocasiões foram iniciadas às 17:00 hrs, encerrando-se às 06:00 hrs do dia seguinte.

Foram registradas 12 espécies de anfíbios anuros, distribuídas em três famílias: uma espécie (8,33%) pertencente à família Bufonidae, cinco (41,67%) à família Leptodactylidae e seis (50,0%) à família Hylidae. Duas espécies (*Hyla minuta* e *Hyla faber*) foram consideradas constantes (18,18%), cinco (*Bufo paracnemis*, *Leptodactylus ocellatus*, *Hyla rubicundula*, *Scinax fuscomarginatus* e *Leptodactylus fuscus*) acessórias (45,45%) e cinco (*Scinax* aff. *eurydice*, *Scinax fuscovarius*, *Physalaemus centralis*, *Physalaemus cuvieri* e *Physalaemus fuscomaculatus*) acidentais (36,36%). Para as diferentes classes de idade registradas, uma espécie (9,1%) foi considerada constante (jovens de *L. ocellatus*), uma (9,1%) acessória (sub-adulto de *L. ocellatus*) e as demais (81,8%) acidentais (sub-adulto de *B. paracnemis*, jovens de *H. minuta*, *B. paracnemis*, *H. faber*, *S. fuscovarius*, *H. rubicundula* e *L. fuscus*; e imagos de *H. rubicundula*, *H. minuta*, *S. fuscovarius* e *L. ocellatus*).

O maior número de espécies e densidade de indivíduos em atividade de vocalização foi observado durante os meses mais quentes e úmidos do ano. Tanto o número de espécies quanto a densidade de indivíduos em atividade de vocalização foram positiva e significativamente correlacionados com a temperatura, indicando que essa variável desempenhou papel fundamental na atividade reprodutiva das espécies da comunidade.

A distribuição sazonal revelou que as espécies da comunidade estudada apresentam um processo sucessional de atividade reprodutiva na lagoa, sendo possível discriminar quatro padrões de distribuição temporal: *H. minuta* e *H. faber* vocalizaram tanto na estação chuvosa quanto na estação seca; *L. fuscus*, *P. centralis*, *P. civieri*, *B. paracnemis* e *S. fuscovarius* apresentaram atividade de vocalização no final da estação seca e durante o início da estação chuvosa; *H. rubicundula*, *S. fuscomarginatus* e *L. ocellatus* estiveram em atividade durante toda a estação chuvosa; *S. aff. eurydice* que só apresentou atividade de vocalização na segunda metade da estação chuvosa.

Os períodos de desenvolvimento, estimados para algumas espécies, foram, na sua maioria, curtos, como esperado em ambientes temporários.

O turno de vocalização da comunidade se estendeu por cerca de 12 horas, desde o crepúsculo até a proximidade ou na aurora, com densidade variável ao longo deste período, sendo registradas correlações significativas entre a atividade de vocalização ao longo do turno e fatores abióticos. A maioria das espécies iniciou sua atividade de vocalização logo após o ocaso. No entanto, algumas espécies apresentaram variação no horário de início e término da atividade de vocalização nos diferentes turnos realizados. O pico de atividade de vocalização e a duração do coro também apresentaram variações. Os índices de Equidade Relativa revelaram que a diversidade de espécies em atividade, durante o turno de vocalização, apresentou variações nos diferentes momentos. Além disto, foi encontrada uma relação direta entre duração do turno de vocalização e densidade de indivíduos, revelando que a diversidade de espécies em atividade, durante o turno de vocalização, apresentou variações nos diferentes momentos.

As espécies da taxocenose estudada apresentaram partilha espacial, sendo possível observar que as espécies revelaram preferências distintas quanto à utilização dos sítios de vocalização. A maioria das espécies não apresentou sobreposição na utilização do microhabitat específico. Também foi observada segregação na distribuição vertical e horizontal de imagos, jovens e sub-adultos de algumas espécies.

Todas as espécies presentes na lagoa apresentaram vocalizações distintas. Os resultados das análises estatísticas com os parâmetros acústicos duração e espaçamento entre cantos, duração e espaçamento entre notas, número de notas por canto e frequência dominante revelaram partilha na utilização do espaço acústico pelas espécies da comunidade. Além disso, as segregações espacial e sazonal também foram importantes na manutenção do isolamento reprodutivo das espécies. Na análise de agrupamento dos parâmetros “duração média do coro” e “frequência média dominante”, as espécies mais aparentadas entre si e de tamanhos similares foram dispostas em grupos mais afastados, revelando a importância desses parâmetros nessas espécies.

Assim, considerando todas as variáveis analisadas no presente estudo, que envolvem a distribuição sazonal e espacial e a utilização do espaço acústico pelas espécies desta taxocenose, pode-se concluir que as espécies estão partilhando todos os recursos associados à atividade reprodutiva.

Palavras-chave: anfíbios anuros, estrutura de comunidade, distribuição espacial, distribuição sazonal, atividade reprodutiva, turno de vocalização, espaço acústico.

ABSTRACT

SEASONAL AND SPATIAL DISTRIBUTION OF AMPHIBIANS ANURANS COMMUNITY AT A TEMPORARY LAKE AT SOUTHEASTERN BRAZIL.

Breno Chaves de Assis Elias

Orientador: Dr. Ulisses Caramaschi

Abstract of the Dissertation submitted to Biology Sciences (Zoology) Pós-graduated Program, of Museu Nacional, Rio de Janeiro Federal University, as part of the essential requirement to obtain the Biology Sciences (Zoology) Master title.

An anuran assemblage was studied at a temporary lake situated at an open area in cerrado “lato sensu” domain at the locality of Lapinha, Municipality of Lagoa Santa, State of Minas Gerais, Brazil. Field work was carried out between January and December 2002, totaling 48 nights of observation. Naturalistic observations usually started before sunset and concluded around 23:00 hrs. Observations aiming the recording of the periods of vocalization of the species (three occasions) were extended from 17:00 hrs to 06:00 hrs of the day after.

Twelve species of anurans, distributed among three families, were recorded at the lake: one (8,33%) represented the Bufonidae family, five (41,67%) represented the Leptodactylidae family, and six (50,0%) represented the Hylidae family. Two species (*Hyla minuta* and *Hyla faber*) were classified as constant (18,18%); five (*Bufo paracnemis*, *Leptodactylus ocellatus*, *Hyla rubicundula*, *Scinax fuscomarginatus*, and *Leptodactylus fuscus*) as accessory (45,45%), and five (*Scinax* aff. *eurydice*, *Scinax fuscovarius*, *Physalaemus centralis*, *Physalaemus cuvieri*, and *Physalaemus fuscomaculatus*) as accidental (36,36%). To the distinct stages of development recorded at the lake, one specie (juveniles of *L. ocellatus*) was classified as constant (9,1%), one (sub-adult of *L. ocellatus*) as accessory (9,1%), and the remaining (sub-adult of *B. paracnemis*; juveniles of *H. minuta*, *B. paracnemis*, *H. faber*, *S. fuscovarius*, *H. rubicundula*, and *L. fuscus*; and imago of *H. rubicundula*, *H. minuta*, *S. fuscovarius*, and *L. ocellatus*) as accidental (81,8%).

The largest number of species and density of individuals in calling activity was observed during the warmer and wetter months.

The number of species and the density of individuals presented both a positive correlation with the air temperature, indicating that temperature plays a fundamental role in the reproductive activity of the species of the community.

The seasonal distribution revealed a successional process of reproductive activity among the species inhabiting the lake. It was possible to discriminate four patterns of temporal distribution: *H. minuta* and *H. faber* call during the wet and the dry seasons; *L. fuscus*, *P. centralis*, *P. cuvieri*, *B. paracnemis*, and *S. fuscovarius* presented calling activity at the ending of the dry season and during the beginning of the wet season; *H. rubicundula*, *S. fuscumarginatus*, and *L. ocellatus* presented calling activity during all wet season; and *S. aff. eurydice* presented calling activity only at the second half of the wet season.

Development periods were estimated for some species, and they were short in general, as expected for species from temporary environments.

The vocalization activity extended around 12 hours, since the sunset until right before the sunrise. The density of individuals showed a variance during this period, and significative correlations were recorded between de vocalization activity and abiotic factors. The majority of species started the calling activity around the sunset. However, some species varied the beginning and the ending of vocalization activity during the three periods of observation. The peak of vocalization activity and the duration of chorus varied too. The indexes of Er (Relative Equality) revealed that the diversity of active species, during the period of vocalization, showed variances at distinct moments. Moreover, a direct relation between duration of chorus and density of individuals was found.

The species of the studied assemblage showed spatial partition, and it was possible to observe that the species revealed distinct preferences related to the use of the vocalization sites. The majority of the species showed no overlap in the specific microhabitat utilization. In addition, it was observed segregation in the vertical and horizontal distribution of imagos, juveniles, and sub-adults of some species.

All the species present in the lake presented distinct calls. The results of the statistical analyses performed to some acoustic parameters (duration and spacing between the calls, duration and spacing between the notes, number of notes by call, and dominant frequency) revealed that the acoustic space was partitioned among the species of the community. Moreover, the seasonal and the spatial segregation were also important to the maintenance of the reproductive isolation.

The cluster analysis of the acoustic parameters “average duration of the call” and “average of the dominant frequency” revealed that more related species and species with similar size were allocated to distant groups. This reveals the importance of these parameters among species.

In this manner, considering seasonal and spatial distribution, and the acoustic space utilization by the species of this assemblage, it is possible to conclude that the species are partitioning all the resources associated with the reproductive activity.

Key-words: anurans amphibians, community structure, spatial distribution, seasonal distribution, breeding activity, vocalization activity, acoustic interactions.

SUMÁRIO

1. Introdução	01
2. Área de Estudo	21
3. Metodologia de Pesquisa	35
3.1- Ocorrência de Espécies	36
3.2- Distribuição Espacial	38
3.2.1- Distribuição vertical e horizontal	39
3.2.2- Seleção de microhabitats	40
3.2.3- Fatores abióticos x microhabitats específicos	41
3.3- Distribuição Sazonal	42
3.3.1- Temporada de atividade reprodutiva	42
3.3.2- Turno de vocalização	43
3.4 Espaço Acústico	45
4. Resultados	47
4.1- Composição de Espécies	47
4.2- Ocorrência de Espécies	47
4.3- Distribuição Espacial	52
4.3.1- Distribuição vertical e horizontal	53
4.3.2- Seleção de microhabitats	60
4.3.3- Fatores abióticos x microhabitats específicos	85
4.4- Distribuição Sazonal	89
4.4.1- Temporada de atividade reprodutiva	89
4.4.2- Tempo de desenvolvimento	98
4.4.3- Turno de vocalização	100
4.5- Espaço Acústico	114
4.5.1- Vocalizações	114
4.5.2- Espaçamento acústico	139
5. Discussão	147
5.1- Composição e Ocorrência de Espécies	147
5.2- Distribuição Espacial	155
5.2.1- Distribuição vertical e horizontal	157

5.2.2- Seleção de microhabitats-----	161
5.2.3- Fatores abióticos x microhabitats específicos-----	172
5.3- Distribuição Sazonal-----	175
5.3.1- Temporada de atividade reprodutiva-----	176
5.3.2- Tempo de desenvolvimento-----	183
5.3.3- Turno de vocalização-----	185
5.4- Espaço Acústico-----	190
6. Conclusões-----	195
7. Literatura Citada-----	197
8. Apêndice-----	221

1. INTRODUÇÃO

CLEMENTS (1916) concebeu o termo “comunidade” como sendo um tipo de superorganismo, cujos membros se encontravam juntos e firmemente limitados tanto agora quanto em suas histórias evolutivas em comum. Em contraste, GLEASON (1926) e outros, em seu conceito individualístico, viam o relacionamento de espécies coexistentes como um simples resultado de similaridades nas suas necessidades e tolerâncias. Muitos pesquisadores têm utilizado o termo “guilda” como sinônimo de comunidade. ROOT (1967) foi o primeiro a sugerir o uso deste termo, usado, muitas vezes, para grupos ou conjuntos de espécies que apresentam papel semelhante ou comparável na comunidade. Segundo ODUM (1988), a guilda é uma unidade conveniente para pesquisas sobre interações entre espécies, porém também pode ser tratada como uma unidade funcional na análise de comunidades, tornando assim desnecessário considerar-se toda e cada espécie como uma entidade separada.

Comunidade é um agrupamento de espécies que coexistem no espaço e no tempo e que, potencialmente, interagem entre si, onde nenhum sistema ecológico (indivíduo, população ou comunidade) pode ser estudado isoladamente do ambiente no qual está inserido (BEGON *et al.*, 1996). Por outro lado, CRUMP (1982) diz que o conceito de comunidade é uma abstração, devido aos dinâmicos e ilimitados sistemas naturais, onde comunidade, no *lato sensu*, é todo o componente biótico de um ecossistema, composto por todas as interações entre as populações de espécies nicho-diferenciadas. No entanto, por questão práticas e logísticas, e para fins investigativos, requer-se que os pesquisadores delimitem as fronteiras de tal complexo sistema (CRUMP, 1982). Assim, muitos ecologistas adotam a definição de comunidade de MacARTHUR (1971), ou seja, “qualquer grupo de organismos com parentesco, vivendo próximo uns dos outros, sobre os quais é interessante interagir”.

O principal foco da ecologia de comunidades é a maneira na qual os agrupamentos de espécies estão distribuídos na natureza, os modos como estes agrupamentos podem ser influenciados pelas interações entre as espécies e as forças físicas de seus próprios ambientes, além das peculiaridades destes agrupamentos, cuja natureza é obviamente mais do que simplesmente a soma das espécies que compõem estas comunidades (BEGON *et al.*, 1996).

Uma estrutura de comunidades abrange todos os variados modos nos quais os membros desta comunidade se relacionam e interagem uns com os outros, tanto quanto as propriedades ao nível de comunidade que emergem destas interações, tais como estrutura trófica, cadeia energética, diversidade de espécies, abundância relativa e estabilidade da comunidade (PIANKA, 1973). A organização da comunidade é influenciada por interações simultâneas de muitas espécies (MacARTHUR, 1972; PIANKA, 1974; COLWELL & FUENTES, 1975; INGER & COLWELL, 1977), podendo ser definida em qualquer escala, tamanho ou nível dentro de uma hierarquia de habitats (BEGON *et al.*, 1996). Anuros que coexistem em um dado local geralmente utilizam recursos de maneiras diferentes (BLAIR, 1961; CARDOSO, 1981, 1986; AICHINGER, 1987; HADDAD, 1991; WILD, 1996), o que pode contribuir para a manutenção da sua diversidade (GIARETTA, 1994). Espécies simpátricas podem estar sujeitas a um espectro similar de presas em potencial, porém não alimentam-se necessariamente dos mesmos itens devido a diferenças na taxonomia, nos padrões de utilização dos microhabitats ou tamanho corporal (SLUYS & ROCHA, 1998). Segundo CRUMP (1982), as associações de anfíbios estão continuamente mudando no tempo e no espaço, como todas comunidades artificialmente delimitadas.

A diversidade de anuros neotropicais é pouco estudada (BLAIR, 1973; DUELLMAN & TRUEB, 1986), sendo reconhecidamente assumido que a diversidade da fauna atinge seu máximo nas florestas tropicais (INGER, 1969), mesmo sendo esta ecologicamente pouco conhecida (DONNELLY & GUYER, 1994). Os estudos de diferentes comunidades de anuros procedentes de regiões distintas permitem a compreensão das estratégias utilizadas pelas espécies para exploração de ambientes. Deste modo, fica mais fácil compreender como as interferências sobre o meio afetam a composição destas comunidades (NASCIMENTO, 1991). Segundo INGER (1969), à medida que há um aumento na diversidade, deve-se esperar um aumento no número de interações entre espécies ecologicamente similares. ODUM (1988) ainda ressalta que o conhecimento de comunidades e climas passados contribui muito para o nosso entendimento das comunidades atuais. Tais estudos têm sido abordados sob diferentes aspectos (ver SCOTT & CAMPBELL, 1982).

Estudos de autoecologia são a base da maioria do conhecimento sobre ecologia de anfíbios e muitos destes estudos podem ser usados em sínteses sobre comunidades (SCOTT & CAMPBELL, 1982).

A competição e a predação são dois tipos de interações usualmente consideradas como de importância primária na organização das comunidades (CRUMP, 1982). Segundo BEGON *et al.* (1996), a competição interespecífica pode determinar qual e como muitas espécies podem coexistir. Entretanto, TOFT (1985) indica que os padrões de partilha de recursos resultam de três categorias casuais distintas, onde além da competição, a predação e os fatores independentes de interação interespecífica também devem ser considerados, sendo que estes fatores podem atuar independentemente ou interativamente.

SCHOENER (1974) identificou três importantes modos nos quais espécies similares partilham recursos, em uma revisão dos recursos partilhados por uma comunidade: (1) habitat, (2) dieta e (3) tempo; concluiu que o último era o menos importante. No caso de comunidades de anfíbios anuros, talvez o fator estocasticidade ambiental pode não ter sido levado em consideração pelo fato da alta rotatividade de espécies ao longo do tempo de estudo ser vinculada ao tipo de reprodução característico das espécies, prolongado ou explosivo (veja WELLS, 1977), e pelo fato destes estudos serem geralmente realizados num período curto de tempo (*e.g.* CARDOSO & HADDAD, 1992; BLAMIRE *et al.*, 1997; POMBAL, 1997, ARZABE *et al.*, 1998; ARZABE, 1999). Os dois padrões temporais de comportamento reprodutivo em anuros considerados por WELLS (1977), explosivo, que se estende por poucos dias, e prolongado, que se estende por várias semanas, influenciam as estratégias reprodutivas adotadas pelas populações. HADDAD (1991) sugere que a temporada de vocalização aliada à partilha de microambientes para reprodução e, principalmente, a utilização de espaço acústico, seja importante para a partilha de recursos em comunidades de anuros. Porém, para POMBAL (1997), se pensarmos em partilha de recursos para a reprodução, a temporada de vocalização pode ter apenas importância secundária, devido a grande sobreposição de espécies em uma estação. A partilha temporal e espacial (ou ambas) dos recursos reprodutivos pode ser importante mecanismo pelo qual taxa sintópicos evitam competição (CRUMP, 1971; MAIORANA, 1976).

A diversidade reprodutiva dos anfíbios anuros, a maior entre os vertebrados (DUELLMAN & TRUEB, 1986), pode ser considerada um exemplo da divergência ecológica das espécies deste grupo. Segundo CRUMP (1982), a diversidade de modos reprodutivos tem implicações diretas na diversidade de espécies e utilização dos recursos ambientais: quanto maior a diversidade reprodutiva, maior número de espécies consegue coexistir, provavelmente devido à maior partição de recursos.

WHITTAKER (1960) sugeriu o termo “diversidade alfa” para o estudo de diversidade dentro de um mesmo habitat ou dentro de uma comunidade. A reprodução dos anuros pode ser influenciada tanto por ritmos intrínsecos, sob controle hormonal, quanto por condições ambientais (BLAIR, 1961). A diferenciação de hábitos reprodutivos pode se dar de vários modos, incluindo utilização de ambientes diferentes para reprodução (ROSSA-FERES & JIM, 1994) ou de sítios diferentes de vocalização pelos machos (DUELLMAM, 1967; AICHINGER, 1987; CARDOSO *et al.*, 1989), minimização da sobreposição dos períodos reprodutivos durante o ano (HEYER, 1973; CARDOSO & HADDAD, 1992; ROSSA-FERES & JIM, 1994) ou dos turnos de vocalização durante a noite, quando os períodos reprodutivos coincidem (CARDOSO & HADDAD, 1992). As estratégias reprodutivas em anfíbios anuros derivam de uma combinação de atributos morfológicos, fisiológicos e comportamentais, adaptados a certas condições ambientais (POMBAL, 1995). Muitas espécies de anuros em ambiente tropical não sazonal são capazes de reproduzir ao longo do ano (INGER & BACON, 1968; CRUMP, 1974; DUELLMAN, 1978). Nos ambientes sazonais, a atividade reprodutiva da maioria dos anuros está associada à estação chuvosa, seja na zona temperada (WIEST, 1982; SALVADOR & CARRASCAL, 1990), seja nos trópicos (HEYER, 1973; HOOGLMOED & GORZULA, 1979; TOFT & DUELLMAN, 1979; DUELLMAN, 1995; AICHINGER, 1987; HERO, 1990; GASCON, 1991). Embora muitas espécies de anuros tropicais possam reproduzir ao longo do ano, a chuva parece ser o fator extrínseco primário no controle dos padrões reprodutivos dessas espécies (DUELLMAN & TRUEB, 1986). As migrações de anfíbios estão relacionadas, em sua grande maioria, com agregados reprodutivos (DUELLMAN & TRUEB, 1986). Entretanto, estes autores citam que há espécies que não migram para locais de reprodução, já que elas ocorrem no próprio *home range*, definido como sendo a área que o indivíduo utiliza para realizar suas atividades diárias normais e que pode ser aumentada ou reduzida em resposta às necessidades de alimentação e acasalamento.

Nas comunidades de anuros neotropicais, a imensa diversidade de modos reprodutivos se deve à existência de espécies que apresentam modo de reprodução mais generalizado, onde os ovos são depositados diretamente na água, e de espécies que apresentam modos de reprodução mais diversificados, inclusive em ambientes terrestres (POMBAL, 1995).

Entre as diferentes espécies de anuros, é evidente a tendência a uma maior dependência dos ambientes aquáticos, contudo é possível observar a ocorrência de uma independência total destes ambientes nos grupos mais especializados (HÖDL, 1973; SALTHER & DUELLMAN, 1973; DUELLMAN & TRUEB, 1986; DUELLMAN 1989a). Diminuição no número de ovos, aumento no tamanho e redução na pigmentação dos ovos são tendências observadas na evolução de desova aquática para terrestre (MARTIN, 1967; DUELLMAN & TRUEB, 1986). Geralmente é pressuposto que, em anuros, a desova aquática é a condição reprodutiva plesiomórfica em relação às desovas terrestres (DUELLMAN & TRUEB, 1986). Desovas costumam ser depositadas próximo ao sítio de vocalização (HEYER, 1976; WELLS, 1977; CARDOSO & ARZABE, 1993), particularmente em espécies de anuros que defendem território (KLUGE, 1981; HADDAD, 1989). As desovas precisam, entretanto, apresentar adaptações ao sítio em que são depositadas, por exemplo, proteção contra ressecamento, como espuma, e contra radiação, como pigmentação, no caso de desovas expostas ao ar (DUELLMAN & TRUEB, 1994). Uma tendência na reprodução dos anuros foi à remoção dos ovos da água: devido à perda de água por evaporação, ovos não aquáticos de anuros são conhecidos apenas em ambientes úmidos (DUELLMAN, 1989a). Desovas depositadas em ambientes sujeitos a altas taxas de predação costumam ter maior investimento em número de ovos, em detrimento de tamanho (DUELLMAN & TRUEB, 1994). Desovas aquáticas e girinos são características da maioria hilídeos (ARZABE *et al.*, 1998), enquanto que a construção de ninhos de espuma na superfície da água em poças é característica para a maioria dos leptodactilíneos (DUELLMAN & TRUEB, 1986). A alta pluviosidade, a umidade e a elevada temperatura possivelmente influenciaram a evolução de modos alternativos de reprodução nas florestas tropicais (HÖDL, 1990), além da forte pressão exercida pela predação (MAGNUSSON & HERO, 1991).

Girinos, por utilizarem ambientes totalmente diferentes daqueles onde vivem os anuros adultos, estão sujeitos a pressões seletivas distintas e a fatores específicos controlando suas populações (DUELLMAN & TRUEB, 1994; AZEVEDO-RAMOS, 1995). A fase larval constitui o período em que os efeitos da seleção natural são mais fortes no ciclo de vida dos anuros (HEYER, 1979; WILD, 1996).

A partição de recursos por girinos ocorre, principalmente, em seis dimensões: (1) por macroambiente (corpos d'água distintos), (2) microambiente (dentro de um mesmo corpo d'água), (3) tipo de alimento, (4) tamanho médio dos itens alimentares, (5) período diário de atividade e (6) período anual de desenvolvimento (WILD, 1996).

A época de ocorrência dos girinos depende, também, dos hábitos reprodutivos de cada espécie, assim como do tempo de desenvolvimento (WILD, 1996). Fatores bióticos e abióticos podem determinar o uso de certos habitats aquáticos pelas espécies que possuem estágio larval (HEYER *et al.*, 1975). O hidroperíodo é particularmente importante na determinação da sobrevivência das larvas dos anfíbios, porque ele não controla apenas o tempo necessário para que as larvas completem a metamorfose, mas também o modo no qual a competição e a predação afetam a composição e as interações tróficas da comunidade (*e.g.* DODD, 1993; ROWE & DUNSON, 1995). A maioria dos estudos relativos à distribuição de girinos por microambientes, por sua vez, é feita por meio de coletas com rede (HEYER, 1973, 1974, 1976, 1979; DIAZ-PANIAGUA, 1987; ROSSA-FERES & JIM, 1994; BARRETO & MOREIRA, 1996; WILD, 1996). Estas coletas fornecem uma estimativa grosseira da distribuição das espécies (HEYER, 1974). Ainda assim, dados relativos a uso do ambiente estão disponíveis para poucas comunidades de anuros de regiões tropicais (ROSSA-FERES, 1997).

Mais recentemente, fatores históricos têm sido considerados importantes para explicar a estrutura das comunidades (CADLE & GREENE, 1994), uma vez que espécies relacionadas filogeneticamente são associadas aos mesmos tipos ecológicos (POMBAL, 1997). Cada espécie possui um conjunto de tolerâncias a condições físicas que determinam sua amplitude potencial na ausência de outros organismos ou barreiras para dispersar (PEHEK, 1995). Desta forma, podemos associar a estrutura da comunidade à própria história filogenética das espécies que a compõem (CADLE & GREENE, 1994). Neste aspecto, é importante analisar o processo biogeográfico que originou os padrões de distribuição encontrados e buscar a origem das divergências entre os grupos mais relacionados. Neste caso, fatores ecológicos não seriam a causa dos padrões encontrados, mas sim, um dos aspectos a serem verificados em uma análise filogenética (ABRUNHOSA, 2001). Isto indica que fatores históricos podem ser mais importantes que forças ecológicas contemporâneas (INGER, 1969).

Contudo, muitos trabalhos deixam de considerar os fatores históricos influenciando o conjunto de espécies que compõem uma comunidade (DUELLMAN, 1989), o que poderia ajudar a explicar os padrões encontrados e/ou esclarecer possíveis interpretações equivocadas (ABRUNHOSA, 2001). Segundo DUELLMAN (1989), muitos ecologistas de comunidade falham ao considerar que os fatores históricos influenciam as assembléias das espécies que compõem uma dada comunidade. Este aspecto da análise de comunidade deveria considerar as histórias evolutivas das espécies que as compõem tanto quanto a história da área de estudo. DUELLMAN (1989a) sugere que, num estudo de comunidade, leve-se em consideração, além dos fatores ecológicos e da história filogenética das espécies que a compõem, a própria história do ambiente para explicar o padrão observado na partição de recursos.

Nos estudos ecológicos, relacionados à reprodução dos anuros, informações sobre organização espacial, temporal e acústica da comunidade, bem como os modos de reprodução, geralmente oferecem evidências sobre a existência de partilha de recursos (*e.g.* CARDOSO *et al.*, 1989; CARDOSO & VIELLIARD, 1990; CARDOSO & HADDAD, 1992). Nos anuros, a partilha de recursos se dá principalmente por ocupação de diferentes ambientes por adultos e divergência do período anual de ocorrência de girinos, sendo o período de atividades a dimensão do nicho menos partilhada (TOFT, 1985). Por outro lado, em algumas situações específicas e raras, tem sido demonstrada forte sobreposição na utilização dos recursos reprodutivos, entre pares de espécies de anuros (HADDAD *et al.*, 1990; HADDAD *et al.*, 1994).

O termo “nichos” tem sido freqüentemente adotado como sinônimo de microambiente ou microhabitat. Nicho ecológico inclui não apenas o espaço físico ocupado por um organismo, como também o seu papel funcional na comunidade e a sua posição em gradientes ambientais de temperatura, umidade, pH, solo e outras condições de existência (ODUM, 1998). HUTCHINSON (1957) sugeriu que o nicho poderia ser visualizado como um espaço multidimensional, ou hipervolume, dentro do qual o ambiente permite que um indivíduo ou uma espécie sobreviva indefinidamente. VANDERMEER (1972) expandiu um pouco o conceito de nicho de Hutchinson, na tentativa de incluir a probabilidade de que uma dada espécie possua um nicho realizado diferente quando 0,1,2,3...n espécies estiverem presentes e interagindo.

No entanto, GRINNELL (1917, 1928) foi pioneiro ao pensar a respeito de nicho em termos de microhabitats, utilizando a palavra nicho para representar o conceito da unidade distribucional final, dentro da qual cada espécie fica contida por suas limitações estruturais e instintivas. Ainda segundo GRINNELL (1928), duas espécies não poderiam ocupar, durante muito tempo, o mesmíssimo nicho ecológico.

Dados teóricos (MacARTHUR & PIANKA, 1966) e empíricos (SCHOENER, 1974) sugerem que o microhabitat é o principal fator responsável por minimizar a competição entre membros de uma comunidade. Tal fato tem sido documentado para aves (*e.g.* DIAMOND, 1970), lagartos (*e.g.* JENSSEN, 1973; SCHOENER, 1975; HUEY & PIANKA, 1977), peixes (*e.g.* WERNER & HALL, 1977) e roedores (GRANT, 1972). Trabalhos teóricos recentes têm direcionado seus esforços para a diversidade ou variância da utilização (largura de nicho – “*niche breadth*”) ao longo do gradiente de recursos (COLWELL & FUTUYMA, 1971; ROUGHGARDEN, 1972, 1974) e em que grau espécies adjacentes ao longo de um gradiente particular partilham recursos (sobreposição de nicho – “*niche overlap*”) e como são mantidas dentro da comunidade (MacARTHUR & LEVINS, 1967; MacARTHUR, 1970; MAY, 1973; ROUGHGARDEN 1974).

Com relação ao tipo de ambiente utilizado pelos anfíbios anuros para a reprodução, a segregação das espécies nas comunidades pode ocorrer em função da estrutura vegetal, da durabilidade da poça (temporária ou permanente), da velocidade da água (lêntico ou lótico), entre outros fatores (DUELMAN, 1978; ZIMMERMAN & RODRIGUES, 1990; HEYER *et al.*, 1990; ARZABE *et al.*, 1998). O conhecimento de que certas espécies de anfíbios são restritas a um dado microhabitat, pode ter profundas implicações conservacionistas (ZIMMERMAN & BIERREGAARD, 1986).

A distribuição temporal é outra dimensão de nicho em que as espécies de anuros podem apresentar uma certa segregação, que pode ser em relação ao turno de vocalização ou à sazonalidade (temporada de vocalização) (HADDAD, 1991; POMBAL, 1997). Trabalhos de comunidade em nível de macrohabitat (poças temporárias, poças permanentes, riachos, poças de áreas abertas, poças de áreas fechadas) encontram partilha espacial entre as espécies (*e.g.* CRUMP, 1971; BERNARDES & DOS ANJOS, 1999); em contrapartida, diversos estudos a nível de segregação de microhabitats não encontraram partilha espacial entre as espécies da comunidade (*e.g.* CRUMP, 1971; DONNELLY & GUYER, 1994; BLAMIRE *et al.*, 1997; POMBAL, 1997).

Segundo DUELLMAN (1989), qualquer um que já tenha desenvolvido trabalhos de campo com anfíbios e répteis nas florestas neotropicais, está ciente que as diferentes espécies são encontradas em diferentes microhabitats (árvores, arbustos, chão, folhas e água) e que a composição das espécies nesses microhabitats é radicalmente diferente entre noite e dia. Mesmo no caso onde não foi observada partilha espacial, o isolamento reprodutivo interespecífico foi mantido, com exceção de espécies sincronopátridas muito aparentadas que possuem parâmetros acústicos idênticos entre si (veja HADDAD *et al.*, 1994; POMBAL, 1997). A temporada de atividade reprodutiva também é um recurso avaliado nos trabalhos de comunidades de anfíbios anuros. Análises detalhadas da distribuição e comportamento de grupos de espécies de anfíbios anuros coexistentes têm sido raramente contempladas (*e.g.* MILSTEAD *et al.*, 1950; CLARK, 1959; TINKLE, 1959; AXTELL, 1959; BROWN & ALCALA, 1961; INGER, 1968a). No entanto, sob o ponto de vista da definição de nicho, estes estudos têm a deficiência de considerarem muito poucas dimensões.

A partilha temporal reduz interações entre as espécies (CRUMP, 1982), porém, como mecanismo de isolamento reprodutivo, pode ser considerada, por si só, de importância secundária, uma vez que, em geral, as espécies neotropicais apresentam grande sobreposição temporal na estação chuvosa e não hibridam, o que demonstra a importância de outros recursos (BLAIR, 1961). Entre outros fatores, a variação sazonal também pode influenciar a distribuição de espécies de anfíbios anuros. Seu período de reprodução é altamente afetado pela distribuição de chuvas, principalmente porque a disponibilidade de sítios aquáticos para reprodução é maior durante a estação chuvosa (AICHINGER, 1987). Um único fator físico, distribuição de chuva, regula os padrões de atividade reprodutiva dos anuros em áreas tropicais que são caracterizadas por uma pronunciada estação seca (HEUSSER, 1969 *apud* AICHINGER, 1987; HEYER, 1973; ZIMMERMAN & RODRIGUES, 1990).

A ineficiência ou inexistência de partilha de recursos relacionados à reprodução pode resultar em hibridação entre as espécies de anuros (HADDAD *et al.*, 1990; HADDAD *et al.*, 1994), que pode ser prejudicial às populações envolvidas quando acarretar perdas de tempo, energia e gametas (HADDAD *et al.*, 1994).

A vocalização de anúncio é um mecanismo primário de isolamento reprodutivo pré-zigótico em anuros (FOUQUETTE, 1960; BLAIR, 1961, 1962; DUELLMAN, 1967), sendo os sinais de reconhecimento específico responsáveis pelo encontro de parceiros sexuais coespecíficos. BOWKER & BOWKER (1979), estudando uma comunidade com dez espécies de anuros concluíram que, embora tenha ocorrido sobreposição espacial e temporal entre os indivíduos de todas as espécies, o fato de cada uma possuir período e local onde é mais abundante, pode ser importante na redução da probabilidade de cruzamento heteroespecífico.

A comunicação por sinais sonoros é de fundamental importância na biologia reprodutiva dos anuros, sendo provável que tenha surgido no início da história evolutiva do grupo, pois é de ocorrência quase geral entre as espécies de anuros (DUELLMAN & TRUEB, 1986). Atualmente, estudos taxonômicos e sistemáticos têm considerado parâmetros acústicos como importantes caracteres diagnósticos específicos, seja para distinguir espécies crípticas, revalidar espécies ou determinar se indivíduos pertencem ou não a uma mesma espécie (*e.g.* ZIMMERMAN & HÖDL, 1983; MARQUEZ *et al.*, 1993, 1995; DE LA RIVA *et al.*, 1994; COCROFT & RYAN, 1995; POMBAL *et al.*, 1995; HADDAD & POMBAL, 1998).

As vocalizações dos anuros são características para cada espécie em uma dada comunidade. Muitos estudos sobre comunidades de anuros têm constatado que a estrutura física do canto e o sítio de vocalização foram, nesta ordem, os fatores mais importantes na segregação das espécies (DUELLMAN 1967; CREUSERE & WHITTFORD 1976; CARDOSO *et al.*, 1989; CARDOSO & VIELLIARD, 1990). Análises dos parâmetros acústicos realizados em comunidades neotropicais por HÖDL (1977), DUELLMAN & PYLES (1983) e CARDOSO & VIELLIARD (1990) demonstram que existe partição do ambiente sonoro e que isto ocorre de maneira distinta em cada congregação para reprodução. As vocalizações podem ser úteis para atrair parceiros durante a reprodução ou para defender territórios (WELLS, 1977a). Desta forma, segundo HÖDL (1977), a partilha do espaço acústico é necessária, uma vez que evita a interferência interespecífica. A coincidência da época e do horário das vocalizações determina a formação de coros com participação simultânea de diversas espécies.

Nestes coros, um indivíduo que vocaliza pode aumentar seu sucesso reprodutivo se conseguir superar diversas dificuldades, como reduzir a interferência acústica de outros machos, tornar seu chamado mais atrativo que o de outros machos potencialmente competidores e produzir sinais que, simultaneamente, atraíam as fêmeas e levem mensagens agonísticas a outros machos (WELLS, 1977). Em muitas espécies de anuros, para a aquisição de fêmeas, os machos formam agregações (WELL, 1977b), nas quais ocorrem diversas interações sociais (*e.g.* BASTOS & HADDAD, 1995). Segregação espacial do sítio de vocalização, entre diferentes espécies, já foi registrada em diversos estudos de comunidade de anuros em região tropical (BOWKER & BOWKER, 1979; CARDOSO *et al.*, 1989; HEYER *et al.* 1990; HADDAD & SAZIMA, 1992; ROSSA-FERES & JIM, 2001). Segundo CARDOSO (1982), a interferência interespecífica na comunicação pode ser amenizada pela ocupação de diferentes microhabitats e pela existência de canais de comunicação sonora em faixas relativamente estreitas, enquanto a interferência intraespecífica pode ser reduzida pela organização temporal do coro ou organização espacial dos indivíduos que participam do coro.

O turno e a temporada de vocalização podem diminuir a interferência entre as espécies que se reproduzem em um dado ambiente (BOWKER & BOWKER, 1979; CARDOSO & HADDAD, 1992). HEYER *et al.* (1990) e HADDAD (1991) indicam pouca segregação entre turnos de vocalização dos anuros, sendo que a maioria das espécies está em atividade de vocalização nas primeiras horas da noite. O fato da maioria dos anfíbios anuros serem noturnos está ligado à desidratação, mais fácil de ser evitada durante a noite. Segundo BLAMIREs *et al.* (1997), a atividade de vocalização normalmente restringe-se ao período noturno (ver exceções em POMBAL *et al.*, 1994; BASTOS & POMBAL, 1995), resultando em ampla difusão da comunicação sonora. Em anuros, o estudo dos sinais sonoros é de grande importância nos trabalhos que tratam de biologia reprodutiva e de comunidades, uma vez que a partilha do espaço acústico tem sido verificada, evitando interferência interespecífica na comunicação (HÖDL, 1977; LITTLEJOHN, 1977; CARDOSO & VIELLIARD, 1990). Por outro lado, quando enfoca-se espécies congêneras (OLDHAM & GERHARDT, 1975; BOWKER & BOWKER, 1979; DIAZ & VALENCIA, 1985; HEYER *et al.*, 1990), tem-se revelado que o grau de sobreposição entre as espécies próximas é variável (HEYER & BELLIN, 1973; BOWKER & BOWKER, 1979; ETGES, 1987), mas que, de outra forma, a sobreposição total parece ser rara.

Alguns estudos ecológicos têm também utilizado parâmetros acústicos para avaliar a partilha do espaço acústico entre espécies simpátricas (*e.g.* DUELLMAN & PYLES, 1983; CARDOSO & VIELLIARD, 1990; GARCIA-RUTLEDGE & NARINS, 2001; ABRUNHOSA, 2001).

A utilização de anfíbios anuros como bioindicadores de alterações ambientais tem sido amplamente aceita (PHILIPS, 1990), bem como têm-se documentado exemplos diversos de supostos declínio e até mesmo extinção local de populações de anuros no Brasil (*e.g.* BLAUSTEIN & WAKE, 1990; RABB, 1990; POUNDS, 1990; BERNARDES, 1993), e mais especificamente no sudeste do Brasil (*e.g.* HEYER *et al.*, 1988, 1990; WEIGOLDT, 1989; BERTOLUCI & HEYER, 1995). Há ainda a documentação de tais fenômenos em outras localidades (*e.g.* PECHMANN *et al.*, 1991; CRUMP *et al.*, 1992; BRADFORD *et al.*, 1994; DROST & FELLERS, 1996; ALFORD & RICHARDS, 1999; JUNCA, 2001), o que gera maior urgência e necessidade de levantamentos de espécies e estudos ecológicos, principalmente nas regiões do sudeste brasileiro.

A possibilidade de que o desaparecimento de populações de anuros reflita a degradação do ambiente, mesmo em áreas remotas, parece um fenômeno em escala mundial, conforme ponto de vista já expresso por VITT *et al.* (1990). Os anfíbios anuros são particularmente influenciados por extinções de formações naturais inteiras, pelas modificações antrópicas nos ambientes que, por vezes, pode afetar a fauna de maneira irreversível. Assim, a anurofauna é influenciada por essas interferências, de acordo com o grau de especialização verificado para as espécies. Haverá tendência ao aumento da abundância de determinadas espécies, quanto menor for a grau de especialização delas diante das modificações ambientais. Ao contrário, aquelas mais especialistas terão sua ocorrência comprometida (JIM, 1980).

O clima também exerce importante papel na estrutura de comunidades. Temperatura e umidade são fatores climáticos importantes na vida dos anfíbios anuros e podem limitar sua distribuição geográfica (OWEN, 1989; LEE, 1993). Nos trópicos, a chuva é o fator mais importante afetando a época e a duração do período reprodutivo (GALATTI, 1992; DONNELLY & GUYER, 1994), enquanto que em regiões de clima temperado, a temperatura (BRIGGS, 1987), a chuva (CALDWELL, 1987) ou ambos os fatores (SINSCH, 1988; SALVADOR & CARRASCAL, 1990) são os que mais influenciam a reprodução de anuros.

Alguns trabalhos têm mostrado que a capacidade de aclimação das espécies é semelhante em latitudes altas e baixas, mas outros estudos têm verificado que algumas espécies tropicais são incapazes de aclimação (CHRISTIAN *et al.*, 1988; ZUG, 1993). Os efeitos da altitude sobre os anuros têm sido considerados muito semelhantes aos da latitude, influenciando a diversidade de espécies e tolerâncias a temperaturas (STEVENS, 1992). A estabilidade climática resulta em uma predictabilidade ambiental. Isto é significativo para anfíbios e répteis, porque lhes assegura abrigos contínuos, sítios de forrageamento e alimento. Além do mais, sítios adequados para oviposição e para o desenvolvimento de ovos e/ou larvas estão sempre disponíveis (DUELLMAN, 1989). CRUMP (1982) ainda ressalta que a estabilidade de uma comunidade não é influenciada apenas pelas flutuações das populações que a constituem, mas pela influência das interações e uniões das espécies coexistentes. Fatores climáticos, assim como pH e temperatura da água, tornam-se influentes a medida que a sazonalidade aumenta, determinando a época de reprodução dos adultos e influenciando também a partição do ambiente pelos girinos (WILD, 1996). Em locais de umidade e temperatura constantemente altas, os anuros tendem a se reproduzir durante todo o ano, enquanto que em locais que apresentam períodos secos e frios, a reprodução é concentrada no período mais favorável (DUELLMAN & TRUEB, 1994). Quando o ambiente é marcadamente sazonal, possuindo corpos d'água temporários, a atividade reprodutiva da maioria das espécies de anuros concentra-se na estação chuvosa (HEYER, 1973; WILD, 1996), quando a formação de novos ambientes possibilita maior grau de partição de recursos no que se refere ao uso do espaço (WILD, 1996). Entretanto, poucos dados sobre a densidade e ocorrência de girinos em ambientes naturais estão disponíveis na literatura, dificultando a compreensão dos mecanismos que causam variação em suas populações (HEYER, 1979). A construção e a execução de meticulosas manipulações de campo são essenciais para se interpretar as estratégias adaptativas ao nível de comunidade (veja CONNELL 1975; STEARNS 1976; WIENS 1977; HAIRSTON, 1980).

Segundo COCHRAN (1967), os anfíbios anuros encontram-se adaptados a quase todos os tipos de condições de vida, podendo ser encontrados desde ambientes de florestas até ambientes desérticos com pouca vegetação, e desde baixadas úmidas até grandes altitudes. Poças temporárias são ambientes cíclicos que favorecem as adaptações à sua imprevisibilidade e às flutuações do nível da água (ANDRADE, 1995).

As espécies de anuros que exploram poças muito temporárias reproduzem sincronicamente, têm altas taxas de fecundidade e parecem ter evoluído tolerância à alta densidade (WILBUR, 1987). A redução no tempo do desenvolvimento larvário e do tamanho na metamorfose ou o uso da deterioração do ambiente como sinal para iniciar a metamorfose (dentro de limites de tamanho de corpo), podem reduzir o risco de dessecação, devido à variação do tempo de duração de uma poça (WILBUR & COLLINS, 1973).

Trabalhos de comunidades realizados em poças temporárias são escassos (*e.g.* WIEST, 1982; DIAZ-PANIAGUA, 1990; SEMLITSCH *et al.*, 1996; WILBUR, 1987; ARZABE *et al.*, 1998; ABRUNHOSA, 2001). Segundo (SEMLITSCH *et al.*, 1996) a regulação da estrutura de comunidades em poças temporárias é mediada por interações previsíveis de chuva, hidroperíodo, predação e competição, que, em geral, apresenta-se baixa quando a poça enche pela primeira vez, aumentando à medida que a população cresce e a demanda por recursos se intensifica (WILBUR, 1987). ANDRADE (1995) considera, ainda, como fatores reguladores do tempo permanência em uma poça a saturação de água no solo, a taxa de drenagem de água do solo e a evaporação, que podem variar dentro de certos limites, mas de forma imprevisível de um ano para outro. ARZABE *et al.* (1998) sugerem que o hidroperíodo possa ser o mais importante fator influenciando e mantendo as assembléias de anuros em poças temporárias.

Espécies características de anuros são frequentemente restritas a um habitat aquático em particular (HEYER *et al.*, 1975; SMITH, 1983; DIAZ-PANIAGUA, 1990; GASCON, 1991; ROSSA-FERES & JIM, 1994; ZIMMERMAN & SIMBERLOFF, 1996). Segundo GRUBB (1972), a preferência das espécies por um tipo particular de habitat reprodutivo deve refletir as distintas aptidões destas espécies pelos variados habitats disponíveis para reprodução.

O tempo de persistência desses ambientes é apontado como fator limitante para o desenvolvimento de comunidades de poças temporárias (DIAZ-PANIAGUA, 1990). Segundo ANDRADE (1995), o ciclo completo de uma poça temporária relativamente duradoura envolve basicamente três fases: formação, estabilidade e declínio. Nas fases de formação e de declínio ocorrem grandes variações do volume da água na poça, que pode inclusive secar e tornar a encher sucessivamente (ANDRADE, 1995; obs. pess.).

Assim, em poças mais efêmeras e nas fases de formação ou declínio de poças mais duradouras, os fatores abióticos podem exercer papéis preponderantes sobre os girinos que aí se desenvolvem (ANDRADE, 1995). A imprevisibilidade pode resultar na morte por dessecação de coortes inteiras (SMITH, 1983; obs. pess.). Adicionalmente, a alta densidade de girinos, agravada pela redução do tamanho da poça, pode intensificar as interações competitivas, com efeitos importantes sobre o crescimento e a sobrevivência (SMITH, 1983; WILBUR, 1987). Ainda segundo ANDRADE (1995), na fase de estabilidade não ocorrem alterações drásticas do volume da água da poça e, com o aumento do tempo de permanência, esse ambiente funciona como “permanente”, possibilitando o estabelecimento e o completo desenvolvimento de diversas espécies de anuros com ciclos rápidos e de seus predadores. O efeito da predação sobre os girinos pode ser em parte compensado pela redução da competição, permitindo crescimento suficientemente rápido para que a metamorfose ocorra antes da secagem da poça (WILBUR, 1988). Em um ano de pouca chuva, esta fase de estabilidade pode ser reduzida ou mesmo eliminada devido ao pouco tempo de permanência da poça, o que ressalta a imprevisibilidade deste tipo de ambiente (ANDRADE, 1995). Esta imprevisibilidade, portanto, pode ser compensada pela flexibilidade da temporada reprodutiva e pela duração do estágio larval (DIAZ-PANIAGUA, 1986 *apud* DIAZ-PANIAGUA, 1990). Um estudo experimental sobre a regulação da estrutura em comunidades, utilizando poças temporárias, demonstrou que a interação entre fatores bióticos (competição e predação) e abióticos determinam a estrutura de comunidades neste ambientes, sendo a competição e a predação consideradas forças atuantes no tempo de desenvolvimento larval e, portanto, assegurando sucesso para as espécies no momento de secagem da poça (WILBUR, 1987).

Embora a herpetofauna da América do Sul seja a mais diversificada de todos os continentes, pouco se conhece sobre sua taxonomia e muito menos sobre sistemática e relações ecológicas (CARDOSO, 1981). Desta forma, trabalhos relacionados à reprodução com anfíbios anuros procuram determinar a estrutura de comunidades (diversidade de espécies, distribuição espacial e temporal, diversidade reprodutiva e acústica) e, assim, verificar se existem padrões que se repetem, independente da composição de espécies das comunidades (*e.g.* CRUMP, 1982; CARDOSO *et al.*, 1989; DUELLMAN, 1989; ARZABE *et al.*, 1998).

Trabalhos de comunidades de anfíbios anuros nos neotrópicos, especialmente nas florestas, onde ocorre maior riqueza de espécies de anfíbios anuros (*e.g.* CRUMP, 1974; HEYER *et al.*, 1990) e grande diversidade de modos reprodutivos (DUELLMAN & TRUEB, 1986), ainda são escassos e apesar da valiosa informação que estes tipos de trabalhos podem fornecer, somente em poucos casos os mecanismos reguladores da estrutura da comunidade foram demonstrados (DUELLMAN & TRUEB, 1986). Segundo DUELLMAN (1988, 1989), a diversidade de modos reprodutivos encontrados nas florestas tropicais é crucial para a compreensão da organização das comunidades de anuros. Estudos de longo termo que incluem descrições dos padrões reprodutivos e uso do habitat nos anuros neotropicais são raros (*e.g.* BERRY, 1964; INGER 1969; HEYER, 1973), sendo a maioria deles relacionados com espécies amazônicas (*e.g.* CRUMP, 1974; DUELLMAN, 1978; TOFT & DUELLMAN, 1979; AICHINGER, 1987; DUELLMAN, 1989; HERO, 1990; GASCON, 1991; AICHINGER, 1992). Este tipo de informação é essencial para a descoberta e quantificação dos padrões (LEVIN, 1992).

Ainda hoje, os estudos sobre comunidades de anuros no Sudeste do Brasil são escassos (POMBAL, 1997). Alguns estudos sobre as comunidades da região foram feitos nas últimas décadas, de modo a indicar alguns aspectos do relacionamento entre elas e o habitat que ocupam (JIM, 1980; CARAMASCHI, 1981; CARDOSO, 1981, 1986; ANDRADE, 1987; ROSSA-FERES, 1989; FEIO, 1990; HEYER *et al.*, 1990; BERTOLUCI, 1991; HADDAD, 1991; HADDAD & SAZIMA, 1992; GIARETTA, 1994; ROSSA FERES & JIM, 1994; POMBAL, 1995; PAPP, 1997; BERTOLUCI, 1998; ETEROVICK, 1998; SILVANO, 1999; PRADO *et al.*, 2000; ABRUNHOSA, 2001; BERTOLUCI & RODRIGUES, 2002a; BERTOLUCI & RODRIGUES, 2002b). Segundo DUELLMAN & TRUEB (1994), estudos adequados sobre comunidades de anfíbios são lamentavelmente escassos e apenas em poucos casos demonstram os mecanismos que regulam a estrutura das comunidades. MAIORANA (1976) enfatiza que os atributos reprodutivos das espécies e a ecologia da comunidade são independentes e deveriam ser campos integrados de investigação. Nos neotrópicos, há tendência para abordagens descritivas nos estudos de comunidades de anfíbios anuros (WEYGOLDT, 1986; CARDOSO *et al.*, 1989; HEYER *et al.*, 1990; POMBAL, 1997). Poucas são as localidades onde se tem disponível uma razoável lista de espécies e conhecimento sobre os modos reprodutivos, sendo importante o acúmulo de dados em mais áreas (DUELLMAN, 1988).

Soma-se a isto a intensa alteração de ambientes, eliminando-se, definitivamente, aspectos importantes da biota que, em grande parte dos casos, permanecem desconhecidos (DUELLMAN, 1979). No Brasil, os trabalhos sobre biologia de anfíbios anuros ainda são escassos (HADDAD, 1991). Inclui-se aqui a escassez de trabalhos focalizando a ocupação ambiental e temporal, bem como os modos reprodutivos e a existência de partilha de recursos das populações de anfíbios anuros na região sudeste do Brasil. Grande parte destes estudos referem-se a aspectos qualitativos, tendo abordagens descritivas e a maioria deles não estando disponíveis em literatura (ANDRADE, 1994). A necessidade de estudos sobre a anurofauna na região sudeste não decorre apenas da diversidade ambiental encontrada. Soma-se a este fato, o grau de descaracterização ambiental que a região vem sofrendo devido a eventos naturais e provocada pela ação humana (HEYER *et al.*, 1988). A não ser por trabalhos taxonômicos (*e.g.* POMBAL & BASTOS, 1996), a anurofauna de cerrado permanece desconhecida, apesar da intensa modificação ambiental provocada pela ação antrópica (BLAMIRE *et al.*, 1997). Ainda assim, deve-se chamar a atenção para a importância da taxonomia para os estudos em nível de comunidade. BEGON *et al.* (1996) ressalta a importância do trabalho dos taxonomistas, a fim de prover condições para que alguns ecologistas de comunidades possam, em algumas ocasiões, trabalhar considerando todos os grupos de organismos que coexistem em uma mesma área.

Dentre os estados da região Sudeste, Minas Gerais apresenta a maior diversidade de ambientes, incluindo áreas de mata, cerrado, campos altitude e caatinga (NASCIMENTO, 1991). Foram registradas para o Estado de Minas Gerais, até o momento, 184 espécies de anfíbios, distribuídas em 44 gêneros pertencentes a 11 famílias. Destas, relacionam-se 44 espécies endêmicas, das quais 40 ocorrem em serras com altitudes acima de 800m (FEIO & NASCIMENTO, 2000). Recentemente, FEIO & CARAMASCHI (2002) relataram 30 espécies de anfíbios anuros para o Nordeste do estado de Minas Gerais, destacando a ocorrência de quatro espécies: (1) *Ramphophryne proboscidea*, desaparecido desde 1930 (IZECKSOHN, 1976) e que era, até então, conhecido apenas da região metropolitana de Salvador (BA); (2) *Phyllodytes luteolus*, conhecida apenas para o norte do estado do Espírito Santo e sul da Bahia, consistiu no primeiro registro de uma espécie do gênero para o estado de Minas Gerais, representando ainda o ponto mais continental na distribuição do gênero no Brasil; (3) *Proceratophrys schirchi*, apresentava ocorrência nos Estados do Espírito Santo e Rio de Janeiro, sendo que o encontro desta espécie no nordeste de Minas Gerais representou o primeiro registro para o estado;

(4) o encontro de girinos de *Phasmahyla* sp representou uma ampliação significativa na distribuição do gênero, consistindo ainda no registro mais setentrional até o momento conhecido para Minas Gerais.

No sudeste do Brasil, a região metropolitana de Belo Horizonte ocupa trechos de duas grandes unidades geomorfológicas, o Quadrilátero Ferrífero e a Depressão São Fransiscana. Dentre as áreas de elevação destaca-se a Serra do Curral (BARBOSA & RODRIGUES, 1967). Esta região está caracterizada pelo processo intenso de expansão urbana e exploração mineral, o que contribui para a descaracterização das suas condições ambientais naturais. Nestas regiões, poucas são as áreas onde observam-se ainda as condições naturais de vegetação. Dentre elas, destacam-se o Parque das Mangabeiras, a RPPN Mata do Jambreiro e a Área de Proteção da Captação da Mutuca, que apresentam diferentes feições ambientais. Entretanto, o entorno destas está sob forte influência de impactos decorrentes da urbanização e extração de minério. Estudos sobre comunidades de anuros foram realizados apenas em algumas áreas destacadas (FEIO, 1990; NASCIMENTO, 1991; NASCIMENTO *et al.*, 1994; SILVANO, 1996; CARVALHO *et al.*, 2000; ETEROVICK *et al.*, 2000; PIMENTA *et al.*, 2000; BERTOLUCI & CASSIMIRO, 2002, 2002b). Estes estudos indicam que as comunidades de anfíbios anuros encontradas caracterizam-se por algumas espécies bastante oportunistas quanto às alterações ambientais, mas outras bastante restritas a determinados aspectos da vegetação e do clima, sendo encontradas apenas em áreas protegidas, como o Parque das Mangabeiras (Belo Horizonte, MG), área de Captação da Mutuca (Nova Lima, MG), a Estação Biológica de Caratinga (MG), o Parque Nacional da Serra do Cipó (MG) e Parque Estadual do Ibitipoca (Lima Duarte, MG).

O carste de Lagoa Santa tem significado especial para a história da ciência e da cultura do povo brasileiro, pois é considerado o berço da paleontologia, arqueologia e espeleologia (BERBERT-BORN, 2000). Os trabalhos do dinamarquês Peter Lund projetaram a região de Lagoa Santa no mundo científico, especialmente por ter sido suspeita a contemporaneidade entre as populações pre-históricas conhecidas como “Homem de Lagoa Santa” e a fauna extinta, ideia pioneira para a época (PROUS *et al.*, 1998). Após Lund, muitos outros naturalistas e viajantes registraram os atributos da paisagem em seus relatos e publicações científicas. Destacaram-se as pesquisas arqueológicas e paleontológicas do Museu Nacional - Rio de Janeiro nas décadas de 1920 e 1930.

Destacaram-se ainda os estudos da Academia de Ciências de Minas Gerais no decorrer de mais de 20 anos, e as campanhas internacionais americano-brasileira (década de 50) e Missão Franco-Brasileira (década de 70). Foram nomes de destaque Lanari, Padberg-Drenkpol, Anibal Matos, Arnaldo Cathoud, Josaphat Pena, H. V. Walter, Hurt e Blasi, Souza Cunha, Paula Couto, Laming-Emperaire. A partir da missão francesa, as pesquisas passam a ser desenvolvidas pelo Museu de História Natural da Universidade Federal de Minas Gerais, com a atuação de A. Prous e C. Cartelle. No campo dos estudos geomorfológicos, atuaram com destaque Tricart, Barbosa, Journaux, Coutard e Kohler (BERBERT-BORN, 2000). O município é ainda hoje reconhecido por suas belezas naturais e pela diversidade da sua fauna de anfíbios anuros. A região destaca-se também dentro do contexto herpetológico por ser localidade-tipo de algumas espécies, como *Odontophrynus cultripes* e *Crossodactylus trachystomus* (REINHARDT & LÜTKEN, 1862) e *Hyla rubicundula* (REINHARDT & LÜTKEN, 1862), cujo girino foi descrito por PUGLIESE *et al.* (2001) com base em material coletado na Serra do Cipo, Município de Jaboticatubas, MG. Recentemente, *Hyla lundii* descrita por Burmeister em 1856, baseado em tipos não designados obtidos em Lagoa Santa (MG), teve seu status taxonômico revalidado por CARAMASCHI & NAPOLI (2002), passando *Hyla biocheha* Bokermann & Sazima, 1974, a constituir um sinônimo júnior de *Hyla lundii*. Apesar de todo seu histórico, diversidade e potencial importância na contribuição do conhecimento científico, as pesquisas na região de Lagoa Santa são praticamente inexistentes, principalmente aquelas relacionadas aos estudos das comunidades de anfíbios anuros. Os únicos dados disponíveis na literatura referem-se ao último levantamento realizado na região por REINHARDT & LÜTKEN (1862).

Este estudo pretende então: (1) caracterizar a comunidade de uma lagoa temporária, localizada no Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG), através da indicação das espécies que a compõem; (2) analisar a distribuição espacial das espécies (distribuição vertical e horizontal; seleção de microhabitats, correlação de fatores abióticos e características dos microhabitats específicos); (3) analisar a distribuição temporal das espécies (temporada reprodutiva e turno de vocalização); (4) analisar o espaço acústico de cada espécie da comunidade.

2. ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado no Distrito da Lapinha, Município de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. O Município de Lagoa Santa (Figura 1) foi emancipado em 17/12/1938 e seu nome atual teve origem na antiga crença do valor curativo da água da lagoa (ver Figura 2). Atualmente o município integra a Região Metropolitana de Belo Horizonte (RMBH). Por estar inserida no frágil contexto cárstico, bem como pelo privilegiado conjunto paisagístico que a circunda (lagoas, grutas, flora, fauna, etc.), é também considerado como “Área Especial de Preservação Ambiental” desde 1990, integrando a “APA Karst de Lagoa Santa”, criada pelo decreto n.º 98.881, de 25/01/90, com cerca de 360 Km², envolvendo os municípios de Vespasiano, Pedro Leopoldo, Confins, Lagoa Santa, Matozinhos, Funilândia e Prudente de Moraes. Lagoa Santa dista cerca de 30 Km ao norte de Belo Horizonte, região centro-sul de Minas Gerais (BERBERT-BORN, 2000), e possui área de aproximadamente 232 Km². Situa-se a 19°40' S, com altitude sobre o nível do mar de 835m.



Figura 1: Localização do Município de Lagoa Santa e do Distrito da Lapinha no Estado de Minas Gerais e em relação à capital Belo Horizonte (o asterisco destaca o Distrito da Lapinha).

Lagoa Santa é uma região que pode ser identificada pela ocorrência de denso conjunto de feições geomorfológicas tipicamente dissolutivas e por hidrografia mista de componentes fluviais (subaéreos) e cársticos (subterrâneos), como ilustra a figura 3 (BERBERT-BORN, 2000). Grande parte da área cárstica situa-se no interflúvio do rio das Velhas (a leste) e ribeirão da Mata (a oeste-sudoeste), limitando-se ao sul-sudoeste pela ocorrência das rochas granito-gnáissicas do embasamento cristalino. Ao norte o limite não está bem estabelecido, mas o perímetro cárstico pode ser referenciado por aquele que define os limites da APA, extrapolando-os um pouco rumo ao norte, perfazendo mais de 360 km² (BERBERT-BORN, 2000). Segundo WARMING & FERRI (1973), a região de Lagoa Santa conta com temperatura média de cerca de 20°C, precipitações anuais da ordem de 1300mm, com chuvas principalmente de outubro a março, sendo este período interrompido, freqüentemente, por duas a três semanas de seca, o chamado veraneio. A estação de seca propriamente dita vai de abril a setembro, com alguns dias chuvosos em junho. O solo argiloso mostra, de espaço a espaço, blocos calcários cinza-azulados. Mais recentemente, os dados de BERBERT-BORN (2000) mostram que a temperatura média do ar é da ordem de 23°C, sendo 11,2°C a média das mínimas num período de 30 anos (mês de julho), e 29,6°C a média das máximas (outubro a março). A umidade relativa varia de 60 a 77% nos meses mais secos e úmidos, respectivamente, chegando a 96% nos meses mais úmidos. A pluviometria média está em torno de 1380mm. O período seco estende-se por cinco meses, de maio a setembro, com menos de 7% das chuvas anuais, caracterizando um regime pluviométrico tipicamente tropical, havendo grande concentração de chuvas no verão e seca no inverno (PATRUS, 1996). O cerrado restringe-se a manchas remanescentes, em regeneração ou em transição (mata-cerrado). Nas dolinas e arredores dos afloramentos prevalece a floresta estacional semidecidual. Sobre os afloramentos calcários desenvolve-se floresta estacional decidual ("mata seca") (PILO, 1998). A vegetação é ainda representada por diversos tipos, principalmente plantas aquáticas, de brejo, de matas, de campos e de cerrados (WARMING & FERRI, 1973).

Fonte: SALES & YANGUAS (1998) [on line].

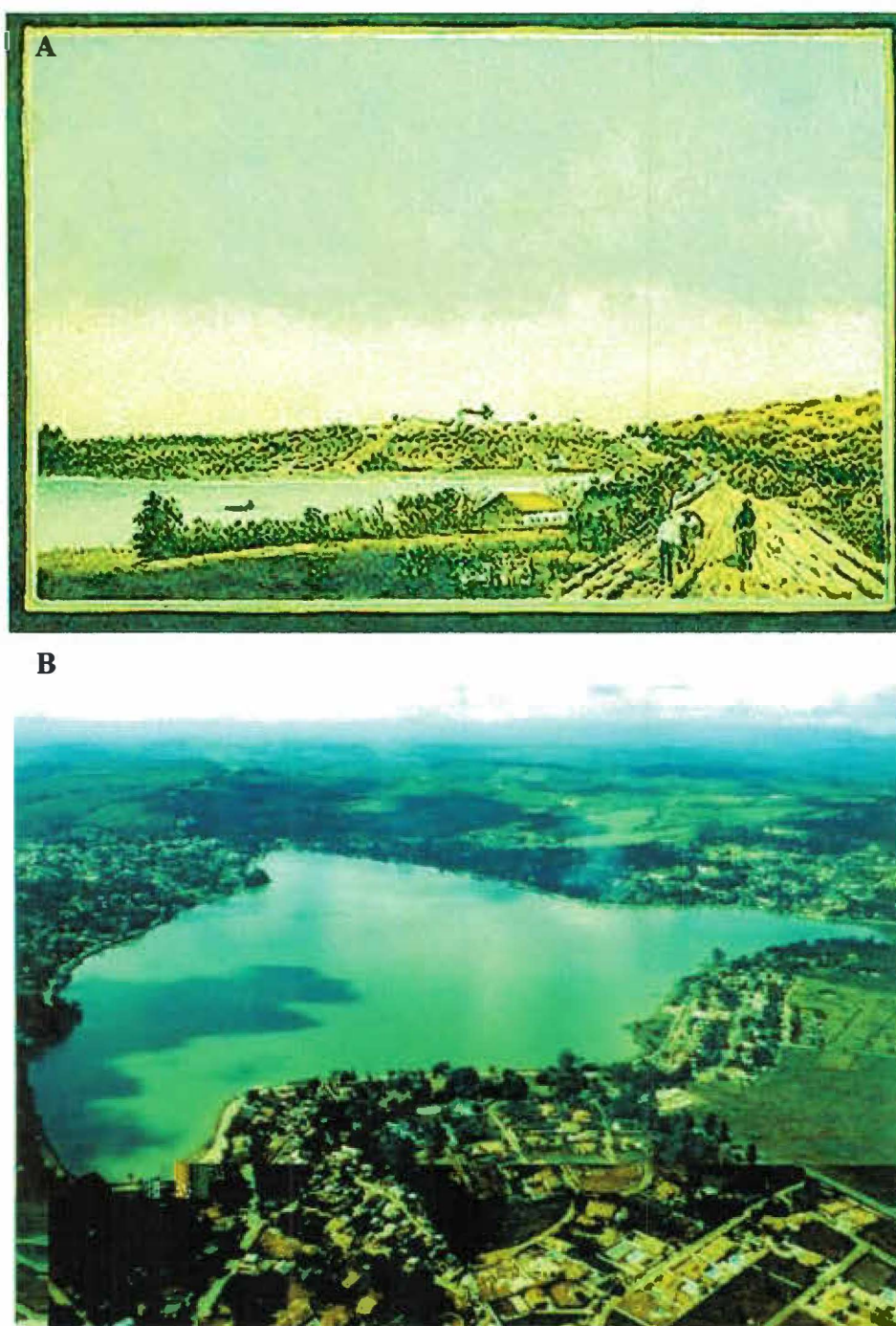
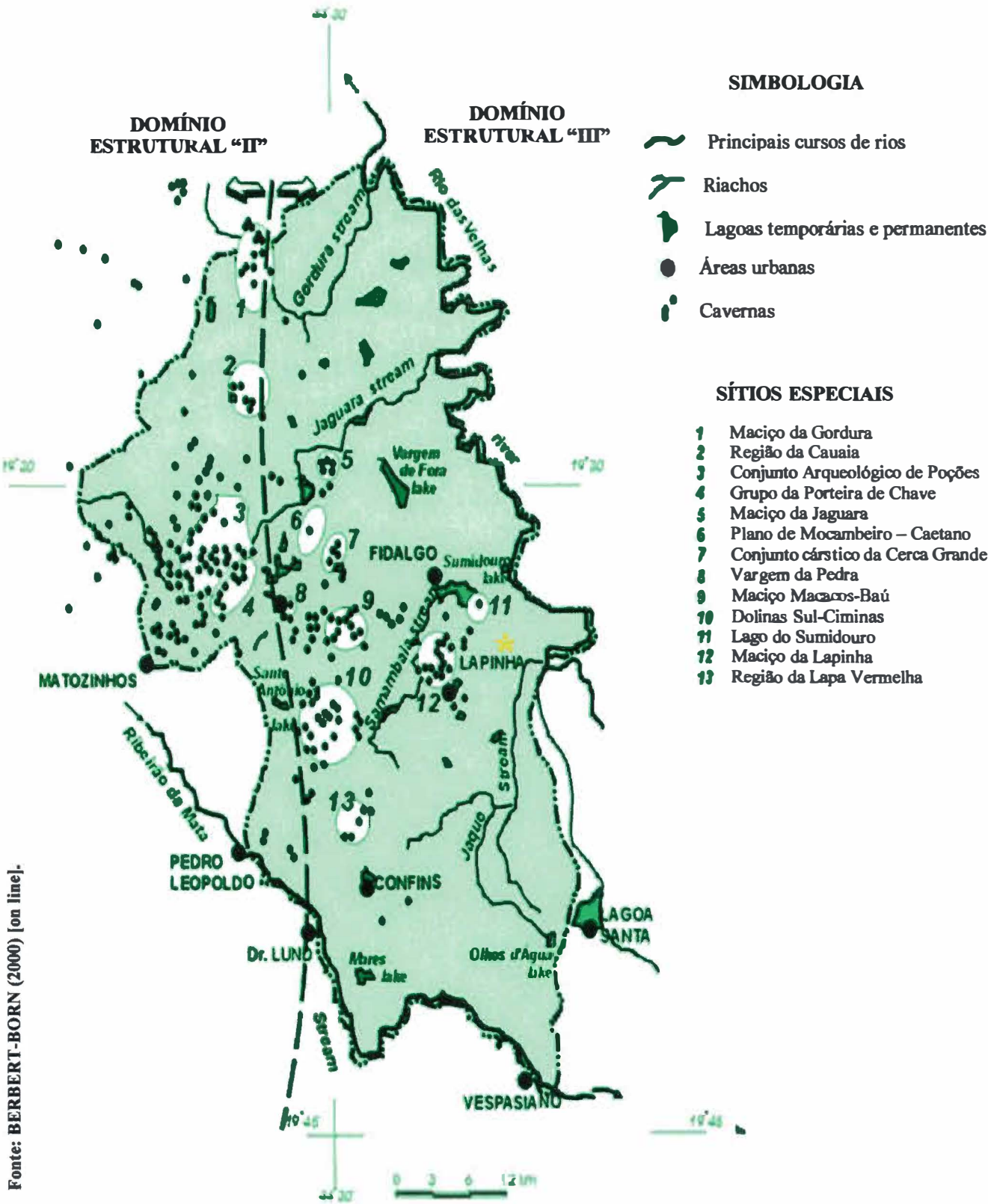


Figura 2: Lagoa (14 Km^2) que deu origem ao nome do Município de Lagoa Santa. (A) Ilustração da lagoa no século XIX . (B) Foto, em vista aérea da lagoa atualmente.



Fonte: BERBERT-BORN (2000) [on line].

Figura 3: Situação dos principais conjuntos de feições cársticas do Carste de Lagoa Santa. O asterisco destaca a localização do Distrito da Lapinha.

Os trabalhos de campo foram desenvolvidos em uma lagoa temporária, distante cerca de 12 Km do centro de Lagoa Santa, no Distrito da Lapinha, o qual encontra-se na borda oeste da serra do Espinhaço, a 19°57' S e 43°95' W (ver Figura 3), localizada, geograficamente, a 19° NNE, na margem esquerda da estrada que dá acesso à região de Fidalgo. Apesar de encontrar-se, atualmente, muito alterada, esta lagoa, provavelmente teve origem natural, haja vista que WARMING & FERRI (1973) já citavam em seu livro a existência de diversas lagoas, de menor porte em relação a principal lagoa que deu origem ao nome do Município de Lagoa Santa, no então chamado vilarejo da Lapinha. Adicionalmente, segundo BERBERT-BORN (2000), a região da Lapinha possui alto índice de dolinamento e maciços rochosos expostos ou semi-encobertos, principais responsáveis pelas inúmeras formações de lagoas temporárias neste local.

A lagoa possui área de aproximadamente 0,4 Km², com fundo argiloso e irregular, apresentando algumas depressões aleatórias de maior profundidade, além de “cacimbas”, buracos de grande profundidade, de formato arredondado, construídos propositadamente pelos moradores locais com a finalidade de armazenar água das chuvas. Durante o período de estudo, uma porção da lagoa, o setor norte, manteve-se sempre cheia, sofrendo, no entanto, oscilações de profundidade, enquanto que o restante da lagoa apresentou grandes reduções no volume d'água durante a estação seca, chegando a apresentar porções secas e/ou encharcadas no setor sul. Apesar desta lagoa nunca secar por completo, em anos anteriores (como 1998-1999, obs. pess.), em que foram feitas visitas de reconhecimento e levantamento da herpetofauna local, foi possível observar que na estação seca a lagoa apresentou drástica redução do volume d'água, em relação à estação chuvosa, em toda sua extensão (ver Figura 4). Suas margens apresentam declive gradual e vegetação predominantemente herbácea, além de muitas gramíneas, e, comparativamente, pouca vegetação arbustiva e arbórea, caracterizando-se por dois aspectos distintos durante o ano. Em alguns pontos, a profundidade das margens da lagoa supera a profundidade da sua área central. Apesar da época chuvosa compreender o período de outubro a março, durante o período de estudo a lagoa esteve completamente cheia somente entre os meses de janeiro e março. Neste momento, a lagoa esteve totalmente envolvida por densa vegetação, predominantemente herbácea e arbustiva de alto porte, além de gramíneas por toda sua margem, e pouca vegetação arbórea. Toda área alagada da lagoa apresentou expressiva vegetação aquática (macrófitas), que ocuparam quase todo o fundo e desenvolveram-se verticalmente até a superfície.

A água da lagoa é escura e turva, apresentando muitos detritos e muita matéria orgânica em decomposição, sendo a maior parte de sua superfície ocupada por vegetação emergente, flutuante e aquática. No auge da cheia, a lagoa apresentou profundidade média máxima de 2.5m, sendo que a porção mais ao norte da lagoa era a mais profunda. Neste período, a lagoa transborda e alaga todo seu entorno, incluindo quintais de moradores e parte das áreas de lazer dos sítios de veraneio ao seu redor, aproximando-se das margens da estrada que dá acesso ao local. Neste momento, a maior parte da densa vegetação herbácea e arbustiva fica parcialmente submersa, apresentando ainda muita vegetação aquática e flutuante (ver Figura 5). Em pleno contraste a esta época, na estação seca, abril a final de outubro, a água da lagoa inicia um processo de retração, secando no sentido sul para o norte, haja vista que o setor norte da lagoa é mais profundo que o setor central, que, por sua vez, apresenta maior profundidade que o setor sul. Durante o período de estudo, apesar da lagoa ter sofrido grande retração ao longo da estação seca, toda a área central da porção norte permaneceu cheia, com profundidades de até 100cm. Nesta área foi possível verificar que a lâmina d'água possuía vegetação apenas nas bordas e nas margens da lagoa, sendo que a maior parte desta apresentava-se desprovida de qualquer tipo de vegetação emergente ou aquática. O volume d'água na área central da lagoa foi bastante reduzido e o setor sul foi o primeiro a apresentar manchas de área seca ao longo de sua extensão (ver Figuras 6 e 7). Tanto a porção central quanto a borda sul da lagoa apresentaram um predomínio de vegetação flutuante, aquática e gramíneas nas áreas alagadas e vegetação arbustivas em suas margens. Grande parte das margens secas da lagoa apresentou apenas vegetação herbácea e arbustiva escassa e aleatória, com maior predomínio de vegetação rasteira e herbácea de baixo porte, além de pouca vegetação arbustiva, que não se distribuíam uniformemente. A figura 8 indica o estágio E4

Toda a área da lagoa e seu entorno são cercados por construções, principalmente sítios de veraneio, com muita iluminação artificial, seja pública ou privada, e seu acesso, anteriormente de terra, agora se faz por uma via asfaltada. Existem poucas áreas de conectividade direta entre a lagoa e as regiões montanhosas, áreas de cerrado e/ou pastagens ao seu redor. Uma pequena mancha de vegetação típica de cerrado "*lato sensu*", na borda norte da lagoa, é o único ponto de conectividade direta entre a lagoa e seu entorno.

A lagoa e suas margens foram segmentadas segundo a profundidade da água no local ao longo do período de estudo, uma vez que o tipo de vegetação encontrada ao longo da lagoa e seu entorno é praticamente uniforme, podendo ser separada apenas quanto ao tipo (aquática, herbácea, arbustiva, arbórea ou capim), mas que se mescla ao longo de toda a lagoa, e quanto à densidade (densa ou esparsa). Assim, a lagoa foi dividida em cinco segmentos (A, B, C, D, E). O segmento A caracteriza-se por ser uma transecto que inclui todas as áreas não alagadas, compreendendo toda a via asfaltada que margeia a lagoa e as porções de chão seco e/ou úmido ao longo de toda a extensão da mesma. As porções de chão seco e/ou úmido deste segmento apresentam tanto gramíneas e vegetação rasteira, quanto vegetação herbácea, arbustiva e pequena quantidade de vegetação arbórea. O segmento B representa a passagem da terra para água, cuja profundidade varia de 1 a 10cm, com predomínio de densa vegetação herbácea e arbustiva de baixo e alto porte. Somente no auge da estação chuvosa a água atinge parte da escassa vegetação arbórea de sua margem. O segmento C é aquele no qual a profundidade varia entre 10 e 50cm, também com predomínio de densa vegetação herbácea e arbustiva de alto porte, além de muita vegetação flutuante. Já no segmento D, a profundidade varia entre 50 e 90cm, onde intercalam-se vegetação herbácea e arbustiva emergentes, com porções esparsas e porções densas, além de muita vegetação aquática e flutuante. E o segmento E é aquele que apresenta profundidade superior a 90cm, onde predomina densa vegetação arbustiva emergente, além de muita vegetação aquática e flutuante, sendo encontrada ainda pouca vegetação herbácea.

Pelo fato de ser uma lagoa temporária, foi dividida em quatro estádios, categorizados como: (E1) lagoa cheia (janeiro de 2002 até início da primeira quinzena de março de 2002); (E2) lagoa esvaziando (final da primeira quinzena de março de 2002 até começo da segunda quinzena de agosto de 2002); (E3) lagoa parcialmente vazia (final da segunda quinzena de agosto de 2002 até final da segunda quinzena de outubro de 2002) e (E4) lagoa enchendo (início da primeira quinzena de novembro de 2002 até dezembro de 2002).

A lagoa ainda foi dividida em três setores de acordo com a localização e quantidade de água durante o período de estudo: (1) setor norte (área mais profunda da lagoa, que permaneceu completamente alagada durante o período de estudo, apresentando vegetação emergente e aquática ausentes apenas no estado E3).

(2) setor central (porção da lagoa cuja profundidade variou de acordo com os estádios da mesma, apresentado vegetação emergente, aquática e flutuante durante todos os estádios e áreas de charco mais próximas à margem durante os estados E3 e E4); e (3) setor sul (sua profundidade também variou com os estádios da lagoa e as áreas alagadas sempre estiveram dominadas por vegetação emergente, porém foi o único setor a apresentar porções completamente secas, além da formação de pequenas poças e grandes áreas de charco durante o estado E3 e E4).

O clima de área é tipicamente sazonal (Figura 9), com períodos de seca e chuvas, implicando em períodos do ano em que a lagoa está virtualmente seca e outros em que a lagoa se encontra completamente cheia (Figura 10), ressaltando que durante o período de estudo a lagoa não apresentou o mesmo padrão sazonal observados em anos anteriores.

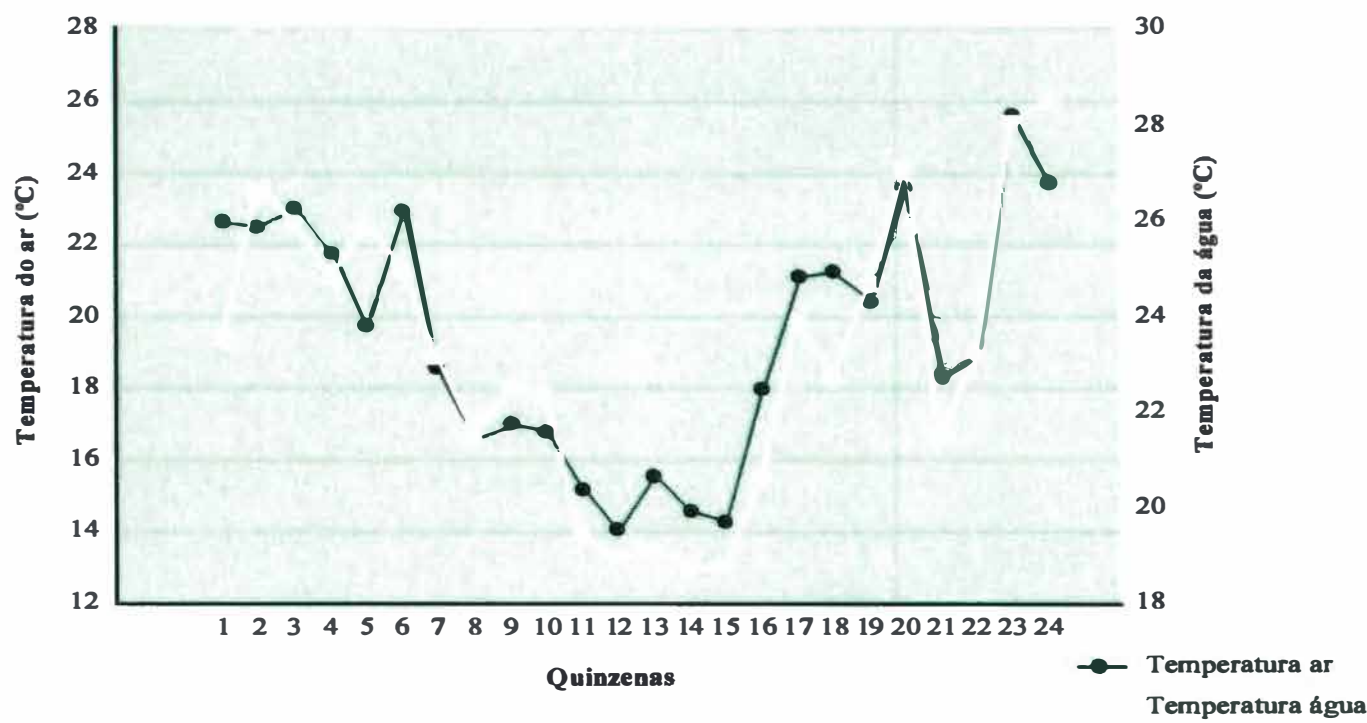


Figura 9: Temperatura média do ar e da água ao longo do período de estudo (janeiro a dezembro de 2002). Os números de 1 a 6 representam o estado E1 da lagoa, os números 7 ao início do 16 indicam o estado E2 da lagoa, os números 17 a 20 o estado E3 da lagoa, os números 21 a 24 o estado E4.

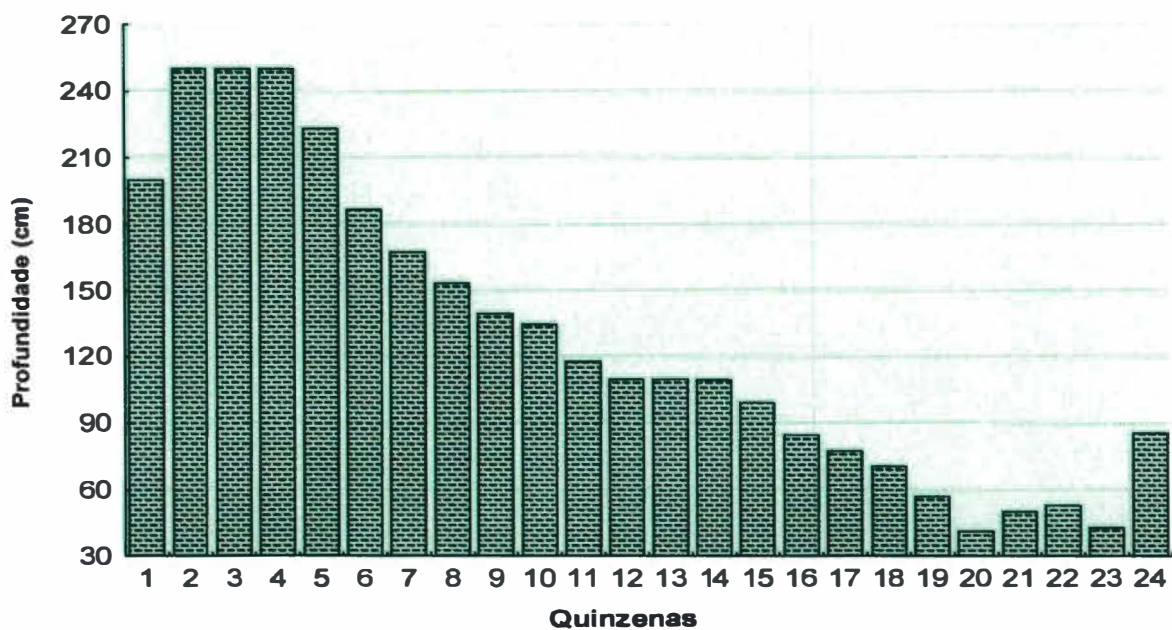


Figura 10: Profundidade média da lagoa por quinzena ao longo do período de estudo (janeiro a dezembro de 2002). Os números de 1 a 6 representam o estado E1 da lagoa, os números 7 ao início do 16 indicam o estado E2 da lagoa, os números 17 a 20 o estado E3 da lagoa, os números 21 a 24 o estado E4.

A

Foto por Luciana B. Nascimento



B

Foto por Luciana B. Nascimento



Figura 4: Vista geral da lagoa durante a estação seca no ano de 1999. Na foto (A) pode-se ver a parte do setor centro-sul da lagoa (da esquerda para direita). Na foto (B) é possível observar um dos poucos vestígios de água nesta época (seta), localizado no setor norte da lagoa.

A

Foto por Luciana B. Nascimento





Figura 5: Vista parcial da lagoa durante a cheia, estado E1 (janeiro a março de 2002). (A) setor norte; (B) setor sul.



Figura 6: Vista parcial do setor centro-sul da lagoa no final do estado E2 (começo da segunda quinzena de agosto 2002).

A



Foto por Breno C. A. Elias

B



Foto por Breno C. A. Elias

Foto por Breno C. A. Elias



Figura 7: Vista parcial do setor norte (A), centro-sul (B) e sul (C) lagoa no final do estado E3 (final de outubro 2002).

Foto por Breno C. A. Elias



B



Foto por Breno C. A. Elias

C



Foto por Breno C. A. Elias

Figura 8: Vista parcial do setor norte (A), centro-sul (B) e sul (C) lagoa durante o estado E4 (novembro e dezembro 2002).

3. Metodologia de Pesquisa

Inicialmente, foram realizadas visitas de reconhecimento da área de estudo. Algumas visitas prévias a esta área já haviam sido feitas no ano de 1999, com intuito apenas de se conhecer a anurofauna local. Novas visitas foram realizadas em dezembro de 2001, a fim de se fazer um completo reconhecimento da área de estudo.

A coleta de dados estendeu-se de janeiro a dezembro de 2002, com periodicidade semanal, totalizando 48 noites de observação. Devido ao tamanho da área de estudo, a cada noite de coleta a lagoa era percorrida aleatoriamente, ao longo de transectos previamente estabelecidos. Em todas as excursões foram feitas coletas de dados sobre a ocorrência, frequência e indícios reprodutivos das espécies de anfíbios anuros na região.

Segundo HEYER *et al.* (1994), para os estudos realizados em uma só área reprodutiva, como poças muito grandes, que gerariam dados subamostrais, o método de marcação para captura-recaptura provavelmente não deve ser utilizado, pois os dados coletados teriam relativa instabilidade na abundância absoluta.

As observações noturnas foram realizadas com o auxílio de lanterna de mão a pilha. Durante estas excursões, foram registrados todos os dados indicativos da atividade das espécies de anuros. As observações foram realizadas geralmente das 18:00 às 23:00hrs, não considerando o horário de verão e o deslocamento até o local de estudo. Todas as observações e registros foram gravados em gravador portátil tipo Microcassete Recorder Panasonic CE - VAS Voice Activated System - posteriormente transcritas e digitalizadas. A localização geográfica da lagoa foi efetuada com o auxílio de uma bússola digital, modelo TIMEX[®] Expedition Quartzo Digital Compass, com precisão de ± 10 graus. Os dados obtidos foram analisados com o tratamento estatístico mais apropriado para cada caso, que será descrito separadamente para cada metodologia aplicada.

Alguns exemplares localizados foram capturados manualmente e colocados em sacos plásticos umedecidos, contendo ramos de vegetação de forma a evitar o ressecamento e esmagamento dos animais, bem como o excesso de temperatura. Posteriormente, alguns animais coletados foram fixados segundo as técnicas de JIM (1970), para constituírem uma coleção de referência. Os exemplares preservados estão depositados no Museu Nacional – Universidade Federal do Rio de Janeiro.

As atividades diurnas foram realizadas inicialmente para se verificar os principais acessos, os microambientes viáveis à ocorrência das espécies e as características ambientais da lagoa. “Microambientes” refere-se a trechos dentro de um dado corpo d’água, com características particulares, como tipo de substrato, correnteza, presença ou ausência de vegetação aquática (ver ETEROVICK, 1998). Microhabitat, neste estudo, foi também utilizado segundo a definição de Robert Inger (ver HEYER *et al.*, 1994), como sendo os locais precisos onde os indivíduos de anfíbios ocorrem dentro do ambiente geral.

Posteriormente, algumas destas atividades foram realizadas a fim de registrar dados sobre a possível ocorrência de adultos com atividade diurna e girinos. Os girinos coletados eram colocados em sacos plásticos contendo água do ambiente. Alguns foram fixados e conservados em frascos contendo formalina 4%, rotulados conforme o local e data de coleta, a fim de constituírem uma coleção de referência. Alguns exemplares foram mantidos em recipientes de vidro contendo uma camada de areia no fundo e água do local de coleta com arejamento e alimentados com alface e ração do tipo “Herpetolife”. Assim, foram mantidos até a metamorfose, quando viável, para que fosse possível acompanhar esse processo e fosse aferida a identificação da espécie. Outros exemplares utilizados nas análises supracitadas foram devolvidos ao seu ambiente natural.

Desovas foram procuradas na lagoa e em seu entorno para caracterização dos sítios de desova. Parte das desovas encontradas foram coletadas e fixadas em formalina 5% e levadas ao laboratório na tentativa de identificá-las. O Laboratório de Herpetologia do Museu de Ciências Naturais da PUC-Minas foi utilizado como suporte nas atividades laboratoriais.

Os registros de girinos e ímago combinados com os registros de jovens, sub-adultos e adultos forneceram indicação do tempo de desenvolvimento de algumas espécies.

Temperatura, precipitação e nível de corpos d’água constituem variáveis ambientais cuja influência tem papel decisivo no comportamento de anuros (HEYER *et al.*, 1994). As mensurações das variáveis ambientais foram realizadas durante todas as noites em campo. As variáveis ambientais registradas foram temperaturas do ar e da água (a partir de um termômetro eletrônico digital modelo Digital Thermo, com precisão de 0,1°C, medido à altura média de 1,5m de altura da água), profundidade da lagoa (medida com o auxílio de uma trena; uma medida indireta da precipitação). As medidas categóricas de pluviosidade do 5º Distrito de Meteorologia de Belo Horizonte têm confiabilidade máxima de 50km de raio.

Desta forma, dados referentes aos índices pluviométricos durante o período de estudo não foram utilizados, uma vez que a estação meteorológica mais próxima, 5º Distrito de Meteorologia de Belo Horizonte, encontra-se a uma distância superior a 50km da área de estudo. Dados referentes a luminosidade não foram utilizados neste trabalho, uma vez que todo o local de estudo sofre intensa perturbação com a iluminação artificial, que incide diretamente sobre a lagoa.

A metodologia aplicada para cada objetivo será apresentada separadamente.

3.1- Ocorrência de Espécies

O registro da ocorrência de espécies de anuros na região da Lapinha baseou-se nas observações e coleta de alguns exemplares que emitiam canto e daqueles que não vocalizavam, mas possuíam indivíduos adultos ativos. A identificação das espécies foi feita principalmente com base em animais observados (amostragem visual) no campo e registro das vocalizações emitidas pelos machos (amostragem acústica). Quando a identificação em campo não foi possível, o espécime era coletado e levado para ser identificado no laboratório. Também foram registradas as ocorrências de fêmeas maduras, casais em amplexo, desovas, girinos, imagos, jovens e sub-adultos. Desta forma, foram considerados indícios de atividade reprodutiva direta o registro de machos em atividade de vocalização, fêmeas ovuladas, casais em amplexo, desovas e girinos. O registro de imagos, jovens e sub-adultos foi considerado como indícios de atividade reprodutiva indireta. No presente estudo, a diferenciação entre jovem, sub-adulto e adulto foi apenas categórica, com base na determinação de classes de tamanho para algumas das espécies registradas no local de estudo, uma vez que, para os anfíbios anuros, adultos, no tamanho, não estão necessariamente maduros, nem jovens ou juvenis, no tamanho, necessariamente imaturos (HEYER *et al.*, 1994). As espécies que apresentaram classes de idade distintas em maior abundância foram *Leptodactylus ocellatus* e *Bufo paracnemis*. Para *L. ocellatus* foram considerados jovens os indivíduos com CRC (comprimento rostro cloacal) médio de $35,46 \pm 10,44$ mm ($33,5 \leq \mu \leq 37,42$; n= 109), sub-adultos os indivíduos com CRC médio de $89,28 \pm 5,04$ mm ($87,72 \leq \mu \leq 90,84$; n= 40) e adultos os indivíduos com CRC maior que 110mm ou que apresentavam atividade de vocalização.

Para *B. paracnemis*, foram considerados jovens os indivíduos com CRC médio de $53,95 \pm 1,48$ mm ($51,89 \leq \mu \leq 56,01$; $n= 22$), sub-adultos os indivíduos com CRC médio de $96,5 \pm 11,91$ mm ($83,03 \leq \mu \leq 109,47$; $n= 09$) e adultos os indivíduos que foram observados vocalizando, com CRC geral médio de $153,06 \pm 14,29$ mm ($140,54 \leq \mu \leq 165,58$; $n= 28$), sendo que durante as atividades de vocalização foi possível observar dois grupos distintos de machos vocalizando quanto ao tamanho: (1) indivíduos com CRC médio de 110mm; (2) indivíduos com CRC médio de 160mm. Para as demais espécies, os indivíduos foram classificados apenas como imagos, jovens ou adultos.

Para as espécies cujos girinos foram identificados, a ocorrência destes foi registrada, sempre que possível, apenas como presente ou ausente para cada espécie, através da utilização de peneiras para sua captura. Deve-se ressaltar que a observação e captura dos girinos foi extremamente dificultada e prejudicada devido a profundidade da lagoa e, principalmente, às condições gerais da água.

Estas informações foram utilizadas como dados indicativos para o estudo do período reprodutivo das espécies.

Para calcular a constância de ocorrência das espécies durante os meses de estudos, foi utilizada a fórmula de DAJOZ (1972), $C = p \times 100/P$, onde a constância (C) corresponde à relação, expressa em forma de porcentagem, entre o número de levantamentos em que a espécie foi registrada (p) e o número total de levantamentos efetuados durante o período de estudo (P).

De acordo com os valores obtidos para C, pode-se caracterizar as espécies ocorrentes como:

- espécies constantes, presentes em mais de 50% dos levantamentos;
- espécies acessórias, presentes em 25 a 50% dos levantamentos;
- espécies acidentais, presentes em menos de 25% dos levantamentos.

As análises foram realizadas separadamente para os indivíduos adultos, sem discriminação de atividade de vocalização, e para as classes de idade (indícios de atividade reprodutiva indireta).

A diversidade de espécies da comunidade da lagoa foi obtida, para cada mês de amostragem, segundo o índice de riqueza das espécies (d) (SIMPSON, 1949), de acordo com a seguinte fórmula:

$$d = \frac{S-1}{\log N} \quad (\text{também: } S/N \text{ e } N \text{ por } 1000 \text{ indivíduos}), \text{ para } d = \text{Loge.}$$

onde S = número de espécies;

N = número de indivíduos

Seguindo esta fórmula, foram obtidos três índices: 1- diversidade total de espécies por mês, sem discriminação da classe de idade ou atividade reprodutiva; 2- diversidade de espécies adultas por mês, independente da atividade reprodutiva; 3- onde a diversidade mensal de espécies foi calculada considerando-se apenas as espécies que apresentaram atividade reprodutiva direta na lagoa.

3.2- Distribuição Espacial

Para avaliar a ocupação espacial das espécies da comunidade, a cada noite de coleta eram registrados dados referentes à distribuição vertical e horizontal das espécies, profundidade específica (profundidade onde cada indivíduo era encontrado, independente da atividade de vocalização) e a seleção de microhabitats como sítios de vocalização. Foram feitas correlações entre os fatores abióticos (temperatura do ar, temperatura da água, pluviosidade e profundidade da lagoa) e as características dos microhabitats de cada espécie (altura e distância em relação à água, profundidade específica, densidade e porte da vegetação ocupada, tipo de poleiro ocupado e tipo de cobertura vegetal do indivíduo no poleiro), assim como as correlações entre fatores abióticos e a atividade de vocalização de cada espécie. Sempre que possível, dados sobre girinos, imagos, jovens e sub-adultos também foram registrados e analisados da mesma forma que para os adultos.

Para todas as análises de distribuição espacial só foram considerados os indivíduos visualmente amostrados, uma vez que não era possível mensurar as variáveis aqui propostas para aqueles indivíduos que ocupavam áreas de difícil e/ou sem acesso. Nestes casos, apenas a amostragem acústica foi registrada.

Segundo HEYER *et al.* (1994), em muitas agregações reprodutivas, amostragens completas são possíveis, mas, para grandes agregações, subamostragens das populações devem ser feitas visualmente ou através da emissão de vocalizações. Desta forma, em geral a avaliação da ocupação espacial das espécies de uma comunidade se limita a calcular os parâmetros das observações realizadas (amostrais), que são, normalmente, amostragens visuais, gerando dados e resultados subamostrais.

Entretanto, a expressão dos intervalos de confiança (μ) nos permite estimar estes parâmetros para toda a população. A expressão do intervalo de confiança foi obtida neste trabalho segundo LEVINE *et al.* (2000), através da fórmula

$$\bar{X} - t_{n-1} \frac{S}{\sqrt{n}} \leq \mu \leq \bar{X} + t_{n-1} \frac{S}{\sqrt{n}}$$

onde, n = quantidade de observações; \bar{X} = média das observações realizadas;

S = desvio padrão das observações; μ = média da população para cada espécie;

t = valor da variável t de Student, para $n - 1$ graus de liberdade e nível de significância alto.

No presente estudo foi adotado um índice de 95% de confiança ($\alpha = 0,05$).

3.2.1- Distribuição Vertical e Horizontal

Os dados registrados para a distribuição vertical foram obtidos a partir da medida da altura (em centímetros) de cada indivíduo visualmente amostrado em relação à água, enquanto que para a distribuição horizontal os dados foram obtidos a partir da medida da distância (em centímetros) da base do poleiro em que se encontrava cada indivíduo visualmente amostrado até o corpo d'água mais próximo (seja da água lagoa propriamente dita, de pequenas poças ou de áreas encharcadas ao longo das margens da lagoa). A profundidade (em cm) para cada indivíduo registrado também foi considerada (profundidade específica) e foi obtida a partir da medida da profundidade (em centímetros) da coluna d'água no local onde cada indivíduo era encontrado. Somente os machos em atividade de vocalização foram considerados para a determinação da distribuição vertical e horizontal. Foram realizadas análises de variância (ANOVA/MANOVA) (ZAR, 1999), para verificar se houve sobreposição na distribuição espacial das espécies. Para verificar a existência de possíveis diferenças significativas na distribuição espacial entre hilídeos e leptodactilídeos, hilídeos e bufonídeos, leptodactilídeos e bufonídeos, entre hilídeos grandes e pequenos e leptodactilídeos grandes e pequenos, foram ainda realizados contrastes planejados. Quando possível, também foram obtidos dados da distribuição vertical e horizontal para imagos, jovens e sub-adultos de algumas espécies.

Não foram considerados nestas análises os dados registrados para aqueles indivíduos que foram encontrados ocupando poleiros e/ou substratos considerados artificiais (como muros, telas, estacas, lixo em geral, etc.). Os dados de altura e distância da água e profundidade específica foram transformados (transformação de Box-Cox) (SOKAL & ROHLF, 1981) para a obtenção da curva de normalidade e homocedasticidade. Os valores para $\lambda_{\text{máx}}$ para as variáveis altura, distância e profundidade específica são, respectivamente, 0,618, 1,292 e - 0,392. Para as espécies que apresentaram atividade reprodutiva indireta os valores para $\lambda_{\text{máx}}$ para as variáveis altura, distância e profundidade específica para as classes de idade (imagos, jovens e sub-adultos) são, respectivamente, 1,179, 0,617 e 1,404. Quando necessário, aplicou-se o teste de normalidade de Shapiro-Wilk (ZAR, 1999). O nível de significância considerado foi de 5%. Os resultados indicaram distribuição normal. Não houve correlação entre as médias e as variâncias das médias para cada variável, indicando que os dados são homocedásticos.

3.2.2- Seleção de Microhabitats

A disposição das espécies pelos diferentes microhabitats foi definida com base nos sítios de vocalização ocupados. Quando possível, também foi determinada a ocupação de microhabitats por fêmeas ovuladas, casais em amplexo, imagos, jovens e sub-adultos. Foram registrados para cada espécie o segmento da lagoa e o microhabitat por eles utilizados. As espécies também foram localizadas segundo os setores estabelecidos para a lagoa. Assim, o microhabitat para cada espécie foi caracterizado de acordo com o porte da vegetação (capim, herbácea, arbustiva ou aquática) ou tipo de substrato (área de charco, chão, toca ou vegetação flutuante), à densidade da vegetação (esparsa ou densa), tipo de cobertura vegetal (exposto ou encoberto) e o(s) tipo(s) de poleiro ou substrato(s) usado(s) como sítio de vocalização, ou utilizados por fêmeas ovuladas e/ou por casais em amplexo (chão seco com vegetação rasteira, chão úmido, solo nu, chão parcialmente imerso, parcialmente imerso dentro de tocas alagadas, parcialmente imerso sobre vegetação flutuante, folha, galho ou ramo de vegetação herbácea e/ou arbustiva e áreas de charco – porções de solo extremamente úmido, encharcados, com densa vegetação rasteira e/ou gramíneas). Também foi registrada a profundidade da lagoa no ponto onde os indivíduos em atividade de vocalização eram encontrados (profundidade específica).

Para jovens e sub-adultos, além dos microhabitats já citados, foi ainda considerado uma aglomeração de bambus cortados e armazenados no chão próximo à casa de um morador, em uma área permanentemente seca, denominada “bambuzal”. Os indivíduos que foram encontrados, vocalizando ou não, em outros tipos de microhabitats considerados artificiais, como já descrito acima, não foram considerados nestas análises.

Para verificar se havia ou não partilha quanto à utilização do recurso microhabitat específico, foi utilizado a medida multiplicativa (multidimensional) de sobreposição de nicho segundo PIANKA (1973), calculado através da fórmula:

$$O_{jk} = O_{kj} = \frac{\sum_i^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \sum_i^n p_{ik}^2}},$$

onde p_{ij} e p_{ik} são as proporções do número de vezes que o recurso i foi utilizado pelas espécies j e k , respectivamente. Esta equação é simétrica e fornece um único valor de sobreposição para cada par de sobreposição de nicho, não podendo gerar valores menores do que zero ou maiores do que este. Estes valores indicam nenhuma ou total sobreposição na utilização do recurso, respectivamente.

A largura do nicho (LEVINS, 1968), foi calculada segundo a fórmula:

$B_i = 1 / \sum p_i^2$, onde p_i representa a proporção do recurso i verdadeiramente utilizado. B pode variar de “ n ” unidades dependendo dos valores de p_i .

Com base em quatro parâmetros ecológicos (altura e distância da água, profundidade específica e largura de nicho obtida para todo período de estudo) foi realizada uma análise de agrupamento entre as espécies da comunidade da lagoa que apresentaram de atividade reprodutiva direta. Foi aplicada uma transformação linear aos dados a fim de padronizar as escalas das diferentes variáveis. O dendrograma foi feito pelo método *Unweighted pair-group centroid* (UPGMA) (SNEATH & SOKAL, 1973) e coeficiente de associação Distância Euclidiana.

3.2.3- Fatores Abióticos X Microhabitats Específicos

Fatores abióticos (pluviosidade, temperatura do ar e da água e profundidade da lagoa), foram correlacionados com a distribuição espacial de cada espécie, sem discriminação de atividade de vocalização.

A atividade de vocalização de cada espécie foi correlacionada com a distribuição espacial (altura e distância da água e profundidade específica), tipo de cobertura vegetal e fatores abióticos (pluviosidade, temperatura do ar e da água e profundidade de lagoa). As correlações foram realizadas através do índice r de correlação de Pearson (r_p) (*Pearson Product-Moment Correlations*) (ZAR, 1999), com $p < 0,05$.

3.3- Distribuição Sazonal

A análise da distribuição sazonal foi feita separadamente para a temporada de atividade reprodutiva (período ao longo do ano) e o turno de vocalização das espécies (período ao longo do dia). Para as análises da distribuição sazonal foram considerados os dados obtidos com base tanto na amostragem visual quanto na amostragem acústica.

3.3.1- Temporada de Atividade Reprodutiva

Para a avaliação da temporada da atividade reprodutiva das espécies da comunidade, foram consideradas tanto as amostragens visuais quanto às acústicas. A análise do período reprodutivo teve como parâmetros determinantes a atividade reprodutiva direta (machos em atividade de vocalização, fêmeas ovuladas, casais em amplexo e girinos), não reprodutiva (fuga, alimentação, deslocamentos, etc.) e atividade reprodutiva indireta (imagos, jovens e sub-adultos). As fêmeas com ovócitos maduros foram registradas apenas quando era possível visualizá-los por transparência da parede abdominal, quando no momento da captura liberavam alguns ovócitos na mão ou ao serem colocadas em sacos plásticos ocorria eliminação de ovócitos.

O padrão temporal de reprodução das espécies foi definido com base na duração do período reprodutivo ao longo do ano e de acordo com o comportamento das espécies, relativo às características ambientais que desencadeavam o início de sua atividade. Para algumas espécies foi possível estimar o tempo de desenvolvimento, com base nos dados de atividade reprodutiva direta e/ou indireta.

A atividade de vocalização da comunidade, medida pelo número de espécies e total de indivíduos em atividade de vocalização, e o número de espécies e a densidade de indivíduos adultos, sem discriminação da atividade de vocalização, foram correlacionados com os fatores abióticos (pluviosidade, temperatura do ar e da água e profundidade da lagoa), através do índice r de correlação de Pearson (r_p) (*Pearson Product-Moment Correlations*) (ZAR, 1999), com $p < 0,05$.

3.3.2- Turno de Vocalização

Para cada noite em que foi realizado o turno de vocalização, foram registrados, para cada espécie, o horário do início e término, bem como o horário de pico da atividade de vocalização (horário no qual um maior número de indivíduos estava vocalizando), além do número de indivíduos de cada espécie ativos a cada hora durante a noite.

A cada hora ainda eram registradas as temperaturas do ar e da água, como descrito anteriormente. Com estes dados foi possível determinar a duração do coro (em horas) para cada espécie. Este tipo de observação, ao longo de toda a noite, foi realizado sempre que uma ou mais novas espécies iniciavam suas atividades reprodutivas na lagoa, sempre entre as 17:00 e as 06:00hs (não foi considerado horário de verão). Foram realizados três turnos de vocalização. O primeiro turno foi realizado entre os dias 07 e 08 de março de 2002, correspondendo ao final do estágio E1 da lagoa, o segundo entre os dias 30 de setembro e 1º de outubro de 2002, correspondendo ao final do estágio E3 da lagoa e o terceiro entre os dias 06 e 07 de dezembro, correspondendo ao início do estágio E4 da lagoa. Nas demais noites, registrou-se apenas o horário em que cada indivíduo em atividade de vocalização era encontrado, além das medidas de temperaturas do ar e água, no início e no final de cada noite de observação.

Para os turnos de vocalização, a relação entre o número de espécies em atividade de vocalização e total de indivíduos em atividade de vocalização, independente da espécie, a cada hora, com a temperatura da água e do ar foi analisada através do índice r de correlação de Pearson (r_p) (*Pearson Product-Moment Correlations*) (ZAR, 1999), com $p < 0,05$.

Para as demais noites, registrou-se apenas, o horário do início da atividade e, quando possível, o horário de pico de atividade. Foram feitas correlações mensais entre o número de espécies em atividade de vocalização e total de indivíduos, independente da espécie, com o pico médio de atividade e duração média do coro, a fim de se verificar se a diversidade de espécies e a densidade de indivíduos em atividade de vocalização influenciam o horário médio de pico e a duração média do coro para cada espécie.

PIELOU (1969) desenvolveu um método para determinar a diversidade de espécies nos diferentes horários, através do índice de Equidade, $E = \frac{H}{H_{max}}$, correspondente ao J' de PIELOU (1969), que é bem conhecido na literatura, derivado da fórmula de Shannon-Wiener.

$$H = -\sum_{i=1}^s p_i (\log_2 p_i)$$

CARDOSO & MARTINS (1987) propuseram um outro método, que também é uma variante da fórmula de Shannon-Wiener, relacionando-a ao número de espécies ativas no período de estudo. Este método foi chamado pelos autores de Equidade Relativa (Er), cujo índice foi calculado para cada horário segundo a fórmula:

$$Er = \frac{-\sum_{i=1}^{N_e} p_i \log_2 p_i}{\log_2 N}, \text{ com } p_i > 0 \quad i = 1, 2, \dots, N_e \text{ e } N > 0$$

$$N = 0$$

onde: Er = Equidade Relativa;

p_i = proporção de indivíduos da espécie i entre o total de indivíduos vocalizando;

N_e = número de espécies vocalizando;

N = máximo de N_e (considerando todo o turno de vocalização).

Na tentativa de estimar a diversidade de anuros durante os turnos de vocalização, foi feita uma derivação na fórmula de Equidade Relativa proposta por CARDOSO & MARTINS (1987). A derivação foi feita a fim de se alterar o \log_2 para \log_e , cujo índice foi obtido para cada horário, segundo a fórmula:

$$Er = \frac{\left| \begin{array}{c} N_e \\ \sum_{i=1} p_i \ln p_i \end{array} \right|}{\ln N}, \text{ com } p_i > 0 \quad i = 1, 2, \dots, N_e \text{ (sendo } 0 < p_i \leq 1) \text{ e } N > 0$$

$$N \neq 0$$

onde: $\ln = \log_e$;

Er = Equidade Relativa;

p_i = proporção de indivíduos da espécie i entre o total de indivíduos vocalizando;

N_e = número de espécies vocalizando;

N = máximo de N_e (considerando todo o turno de vocalização).

Neste sentido, os dados foram analisados com o propósito de se verificar se existem diferenças, ao longo da noite e em momentos distintos do ano, nas relações entre o número de espécies vocalizando na comunidade e o número de machos ativos em determinada noite.

3.4- Espaço Acústico

Neste estudo, espaço acústico é definido como sendo a faixa de frequência ocupada por cada canto e o canto foi considerado sinônimo de vocalização (ver ABRUNHOSA, 2001). Para avaliar a ocupação do espaço acústico, as vocalizações dos machos foram gravadas utilizando gravador DAT SONY TCD-D8 e microfone SENNHEISER 66 com cápsula K6, em velocidade de 19cm/s, e gravador Microcassete Recorder Panasonic, VAS/FP, modelo Nº RN -302 CE, DC 3V, em velocidade de 4,5cm/s. As temperaturas do ar e da água foram tomadas a cada gravação, visto que estas temperaturas podem influenciar as características do canto (POMBAL, 1995). A análise das gravações foi feita através do software Avisoft-Sonograph Light 1, versão 2.7.

As vocalizações foram digitalizadas em faixas frequências diferentes, variando de 11,025 a 48 KHz. A escolha da frequência de entrada foi baseada na faixa de frequência ocupada por cada canto. Para a caracterização acústica das vocalizações e confecção dos sonogramas, foi utilizado filtro do tipo *Hamming*, valor de parâmetro F igual a 100 (*frame size*: 100), resolução 16 *bits stereo*. Os valores dos parâmetros N (número de pontos) e O (sobreposição) foram diferenciados para cada vocalização (ver Tabela 1).

A duração do canto, o intervalo entre cantos e os números de notas foram os parâmetros acústicos analisados a partir do oscilograma, sendo que tais medidas se repetiram para todos os níveis de organização temporal (notas e pulsos; estes últimos, quando presentes e possíveis de serem diferenciados). Os parâmetros acústicos do espectro do canto, analisados a partir do sonograma foram frequência (variação total e frequência dominante), estrutura do canto e modulação de frequência. Para a análise estatística dos parâmetros acústicos de duração e espaçamento entre os cantos, duração e espaçamento entre as notas, número de notas por canto e frequência dominante foram realizadas análises de variância (MANOVA/ANOVA) (ZAR, 1999) a fim de verificar a utilização do espaço acústico pelas espécies que apresentaram atividade de vocalização na lagoa.

Todos os dados foram transformados (transformação de Box-Cox) (SOKAL & ROHLF, 1981) para a obtenção da curva de normalidade e homocedasticidade. Os valores para λ_{\max} para cada uma das variáveis são 1,292, -0,393, -1,179, 1,743, -0,169 e 2,191, na mesma ordem. Quando necessário, aplicou-se o teste de normalidade de Shapiro-wilk (ZAR, 1999). O nível de significância considerado foi de 5%.

Os resultados indicaram distribuição normal. Não houve correlação entre as médias e a variância das médias para cada variável, indicando que os dados são homocedásticos.

O horário de verão não foi considerado para o registro do horário das gravações.

Com base nos parâmetros acústicos de frequência média dominante e duração média do canto, foi realizada uma análise de agrupamento entre as espécies da comunidade da lagoa que apresentaram atividade de vocalização. Foi aplicada uma transformação linear aos dados a fim de padronizar as escalas das diferentes variáveis. O dendrograma foi feito pelo método *Unweighted pair-group centroid* (UPGMA) (SNEATH & SOKAL, 1973) e coeficiente de associação Distância Euclidiana.

Tabela 1: Valores dos parâmetros N (número de pontos) e O (sobreposição), utilizados para a confecção dos sonogramas de cada espécie através do software Avisoft-Sonograph Light 1, versão 2.7.

Espécie	Tipo de Canto	N (número de pontos)	O (sobreposição)	Tipo de Gravador
<i>B. paracnemis</i>	anúncio	256	75	Panasonic
<i>B. paracnemis</i>	angústia	256	88	Panasonic
<i>L. ocellatus</i>	anúncio	(vocalização retirada de STRAUGHAN & HEYER, 1976)		
<i>L. fuscus</i>	anúncio (macho 1)	256	75	Panasonic
<i>L. fuscus</i>	anúncio (macho 2)	256	0	Panasonic
<i>H. minuta</i>	anúncio (seqüência 5 notas)	256	88	Panasonic
<i>H. minuta</i>	anúncio (nota isolada tipo A)	256	99	DAT Sony
<i>H. minuta</i>	anúncio (nota tipo B)	256	99	Panasonic
<i>H. minuta</i>	anúncio (3 notas tipo C)	256	99	Panasonic
<i>P. centralis</i>	anúncio	256	97	Panasonic
<i>P. cuvieri</i>	anúncio	256	88	Panasonic
<i>H. rubicundula</i>	anúncio	256	88	DAT Sony
<i>H. rubicundula</i>	soltura	256	50	Panasonic
<i>H. faber</i>	anúncio	256	88	Panasonic
<i>S. fuscomarginatus</i>	anúncio	256	75	DAT Sony
<i>S. aff. eurydice</i>	anúncio	128	88	Panasonic
<i>S. fuscovarius</i>	anúncio	256	97	Panasonic

4. RESULTADOS

4.1- Composição de Espécies

Das 14 espécies de anfíbios anuros já observadas na lagoa temporária do Distrito da Lapinha, Lagoas Santa (MG), 12 espécies foram registradas durante o período de estudo, distribuídas em três famílias: uma espécie (8,33%) pertencente à família Bufonidae, cinco (41,67%) à família Leptodactylidae e seis (50,0%) à família Hylidae (Tabela 2).

Tabela 2: Composição de espécies de anuros da lagoa distribuídas por família. A coluna V (vocalização) indica as espécies que apresentaram atividade de vocalização, a coluna R (RD - indicativo direto de reprodução* e RI - indicativo indireto de reprodução**) indica as espécies que se reproduziram na lagoa e a coluna MR (modo reprodutivo), o modo reprodutivo característico de cada espécie segundo DUELLMAN & TRUEB (1986).

Família	Espécie	V	R	MR
Bufonidae	<i>Bufo paracnemis</i> A. Lutz, 1925	√	RD/RI	1
Leptodactylidae	<i>Leptodactylus ocellatus</i> (Linneaus, 1758)	√	RD/RI	8
	<i>Leptodactylus fuscus</i> (Schneider, 1799)	√	RD/RI	22
	<i>Physalaemus centralis</i> Bokermann, 1962	√	RD	22
	<i>Physalaemus cuvieri</i> Fitzinger, 1826	√	RD	22
	<i>Physalaemus fuscomaculatus</i> (Steindachner, 1864)	-	-	22
Hylidae	<i>Hyla minuta</i> Peters, 1872	√	RD/ RI	1
	<i>Hyla rubicundula</i> Reinhardt and Lütken, 1862 "1861"	√	RD/ RI	1
	<i>Hyla faber</i> Wied-Neuwied, 1821	√	RD/RI	3
	<i>Scinax fuscomarginatus</i> (A. Lutz, 1925)	√	RD	1
	<i>Scinax</i> aff. <i>eurydice</i> (Bokermann, 1968)	√	RD	1
	<i>Scinax fuscovarius</i> (A. Lutz, 1925)	√	RD/ RI	1

* foram considerados indicativos diretos de reprodução: atividade de vocalização, fêmea ovuladas, casais em amplexo e girinos; ** foram considerados indicativos indiretos de reprodução: imagos, jovens e sub-adultos.

4.2- Ocorrência de Espécies

A ocorrência de anfíbios anuros da lagoa temporária na região da Lapinha foi registrada em 48 levantamentos, realizados no período de janeiro a dezembro de 2002.

A figura 11 representa, de forma cumulativa, o registro de espécies no período de estudo. A Tabela 3 demonstra a ocorrência destas espécies durante o período de estudo. O número total de levantamentos em que cada espécie foi observada e sua constância de ocorrência está registrada na Tabela 4. Das 12 espécies registradas na lagoa, duas (*H. minuta* e *H. faber*) foram consideradas constantes (18,18%), cinco (*B. paracnemis*, *L. ocellatus*, *H. rubicundula*, *S. fuscomarginatus* e *L. fuscus*) acessórias (45,45%) e cinco (*S. aff. eurydice*, *S. fuscovarius*, *P. centralis*, *P. civieri* e *P. fuscomaculatus*) acidentais (36,36%), segundo a classificação de DAJOZ (1972). Seguindo a mesma classificação para as onze classes de idade registradas (índices de atividade reprodutiva indireta), uma espécie (9,1%) foi considerada constante (jovens de *L. ocellatus*), uma (9,1%) acessória (sub-adulto de *L. ocellatus*) e as demais (81,8%) acidentais (sub-adulto de *B. paracnemis*, jovens de *H. minuta*, *B. paracnemis*, *H. faber*, *S. fuscovarius*, *H. rubicundula* e *L. fuscus*; imagos de *H. rubicundula*, *H. minuta*, *S. fuscovarius* e *L. ocellatus*).

As figuras 12, 13 e 14 demonstram os índices de diversidade (d) das espécies da comunidade da lagoa durante o período de estudo, com coeficientes de determinação (R^2) de 0,88, 0,87 e 0,93, respectivamente. O número de espécies e total de indivíduos por mês em função das temperaturas do ar e da água e da profundidade da lagoa está representado na figura 15. O número de indivíduos de cada espécie que reproduziu na lagoa durante o período de estudo em relação à temperatura está representado na figura 16 e em relação à profundidade na figura 17.

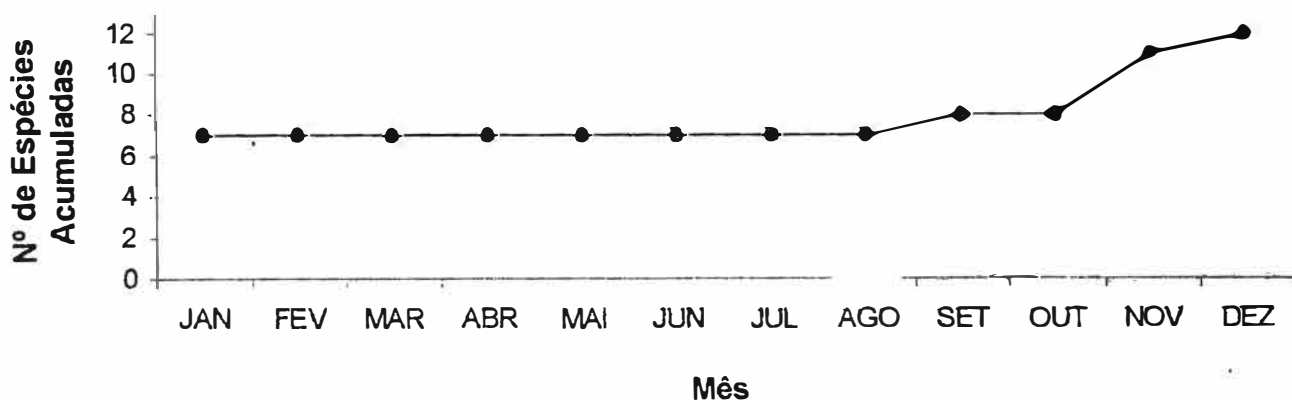


Figura 11: Número de espécies acumuladas ao longo do período de estudo, na lagoa temporária no Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG).

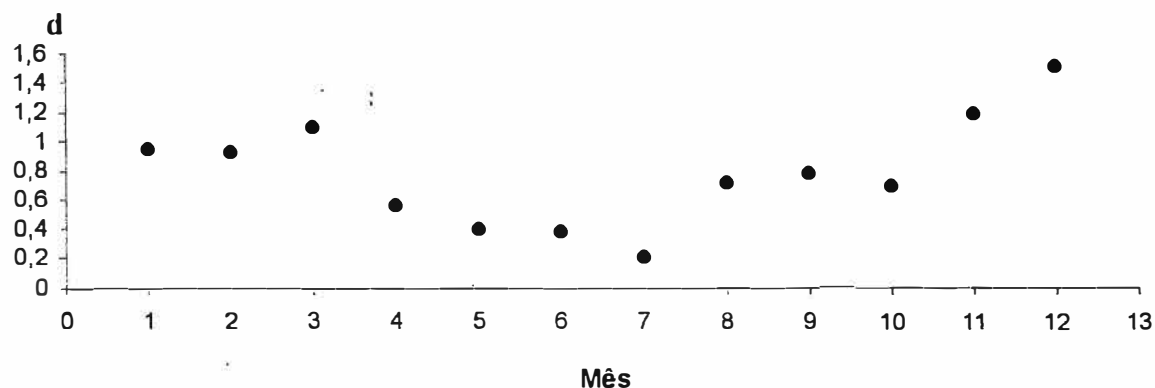


Figura 12: Diversidade (d) total de espécies durante o período de estudo (janeiro a dezembro de 2002).

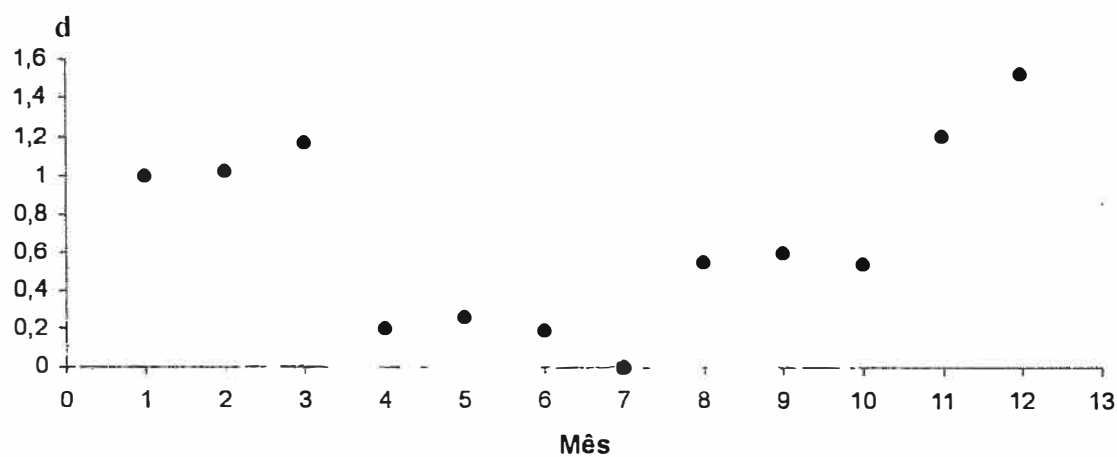


Figura 13: Diversidade (d) de espécies adultas, independente da atividade reprodutiva, durante o período de estudo (janeiro a dezembro de 2002).

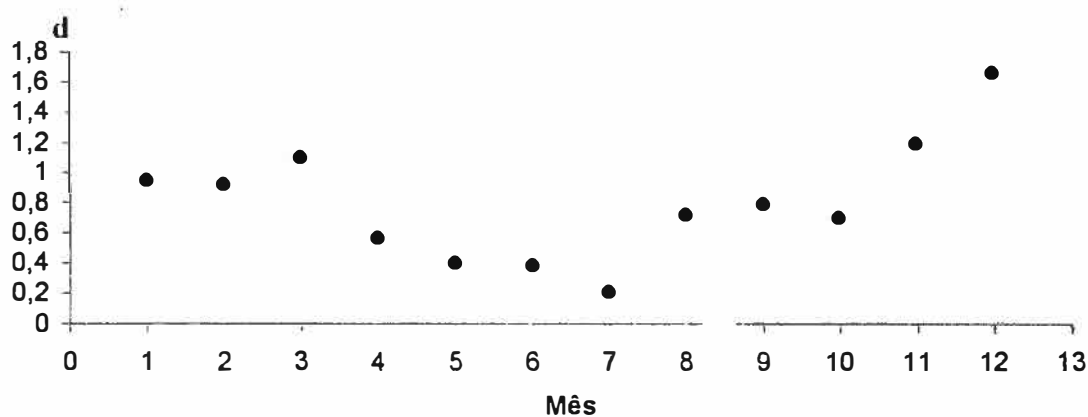


Figura 14: Diversidade (d) de espécies em atividade reprodutiva direta durante o período de estudo (janeiro a dezembro de 2002).

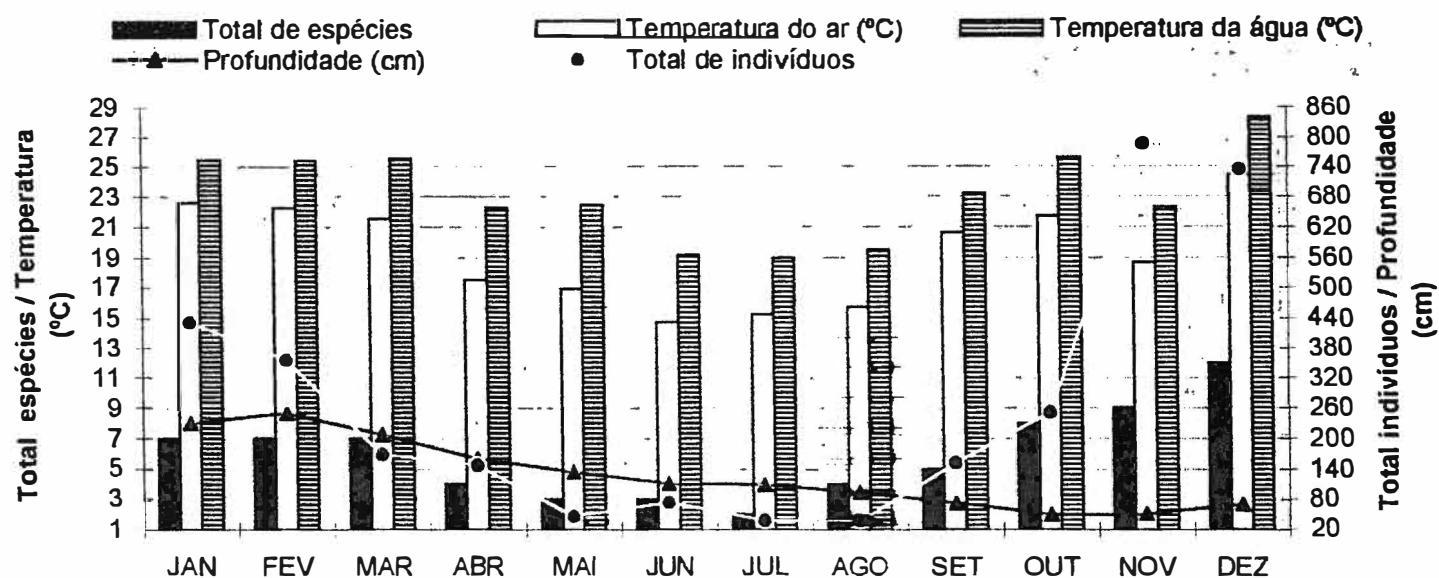


Figura 15: Número de espécies e total de indivíduos adultos (densidade), sem discriminação de atividade de vocalização, temperaturas médias do ar e da água e profundidade média da lagoa, durante o período de estudo (janeiro a dezembro de 2002).

Tabela 3: Registro de ocorrência, sem discriminação da atividade reprodutiva, das espécies de anfíbios anuros adultos na lagoa temporária na região da Lapinha, durante o período de estudo. As barras tracejadas representam ocorrência sem vocalização e as pretas ocorrência com vocalização.

[illegible][illegible]

Tabela 4: Espécies de anfíbios anuros registradas na lagoa temporária na região da Lapinha, Lagoa Santa (MG), indicando número total de ocorrências e constância de ocorrência (%) para cada uma delas nos 48 levantamentos realizados.

Ocorrência de espécies adultas, independente da atividade reprodutiva		
Espécies	Número de ocorrências	Constância de ocorrência (%)
<i>B. paracnemis</i>	23	47,92
<i>L. ocellatus</i>	15	31,28
<i>L. fuscus</i>	14	29,17
<i>P. centralis</i>	8	16,67
<i>P. cuvieri</i>	8	16,67
<i>P. fuscomaculatus</i>	2	4,17
<i>H. minuta</i>	40	83,33
<i>H. rubicundula</i>	19	39,58
<i>H. faber</i>	28	58,33
<i>S. fuscomarginatus</i>	17	35,42
<i>S. aff. eurydice</i>	10	20,83
<i>S. fuscovarius</i>	6	12,5
Ocorrência de espécies com atividade reprodutiva indireta		
Jovem de <i>B. paracnemis</i>	11	22,92
Sub-adulto de <i>B. paracnemis</i>	5	10,42
Imago de <i>L. ocellatus</i>	2	4,17
Jovem de <i>L. ocellatus</i>	32	66,67
Sub-adulto de <i>L. ocellatus</i>	22	45,83
Jovem de <i>L. fuscus</i>	1	2,08
Imago de <i>H. minuta</i>	2	4,17
Jovem de <i>H. minuta</i>	3	6,25
Imago de <i>H. rubicundula</i>	4	8,33
Jovem de <i>H. rubicundula</i>	1	2,08
Imago de <i>S. fuscovarius</i>	10	20,83
Jovem de <i>S. fuscovarius</i>	8	16,67

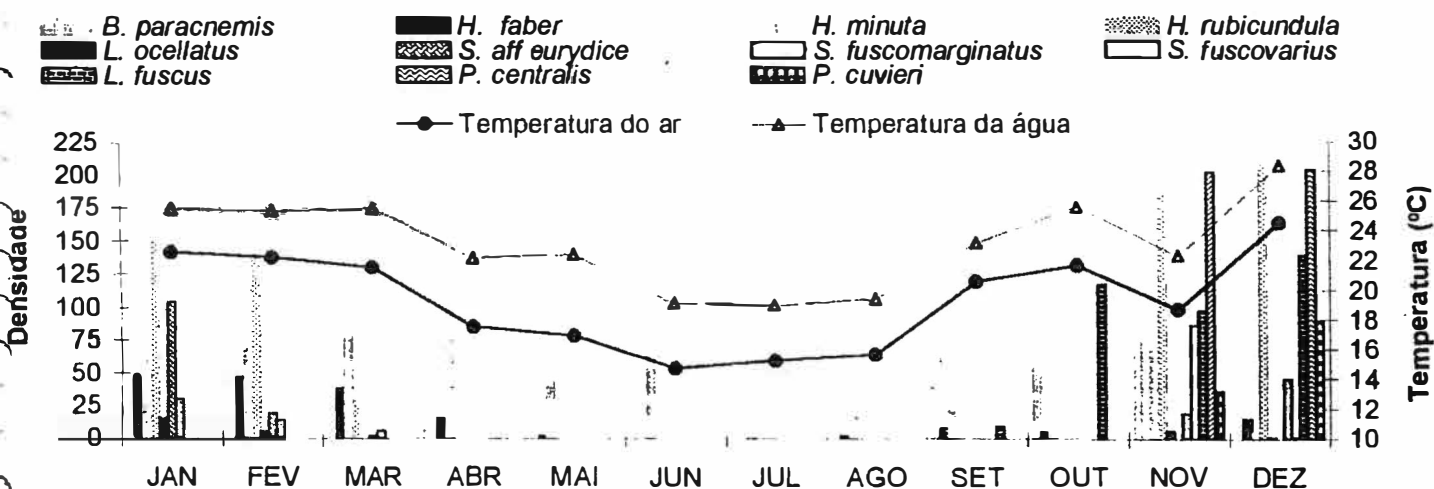


Figura 16: Número de indivíduos adultos das diversas espécies de anfíbios anuros que apresentaram atividade reprodutiva direta na lagoa durante o período de estudo, em relação à temperatura média do ar e da água.

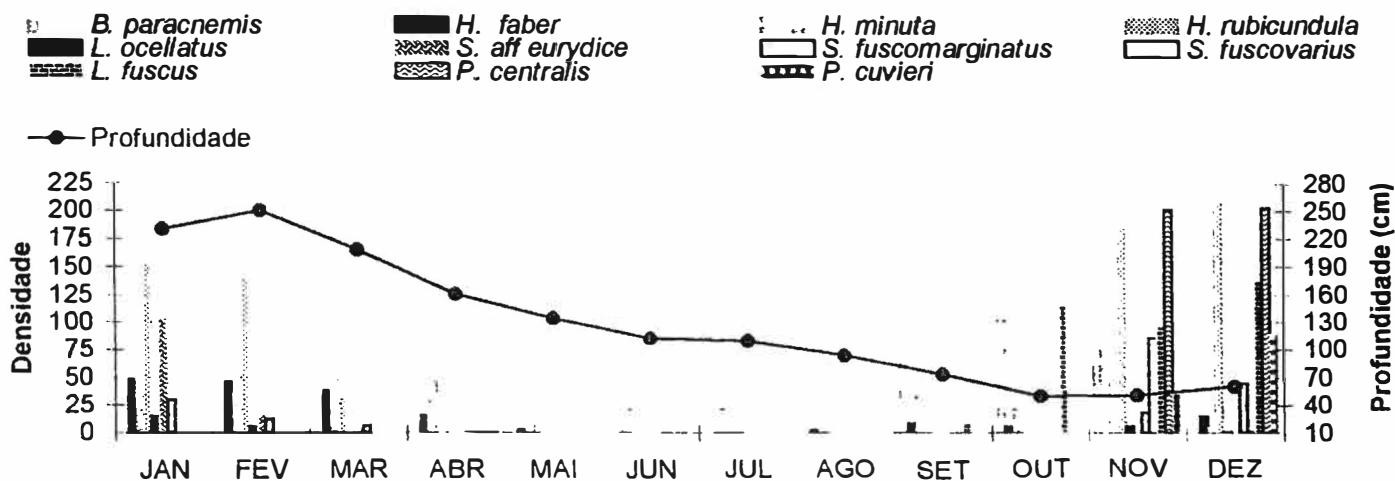


Figura 17: Número de indivíduos adultos das diversas espécies de anfíbios anuros que apresentaram atividade reprodutiva direta na lagoa durante o período de estudo, em relação à profundidade média da lagoa.

4.3- Distribuição Espacial

Os dados coletados foram utilizados para definir a distribuição da comunidade na área de estudo. Na tentativa de se estabelecer um padrão de distribuição para as espécies da comunidade estudada na lagoa temporária do Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG), foram analisados os resultados obtidos para as diversas variáveis atuantes na distribuição espacial destas espécies, que são apresentadas a seguir:

4.3.1 – Distribuição Vertical e Horizontal

A distribuição vertical e horizontal das espécies que apresentaram atividade reprodutiva (direta e/ou indireta) na lagoa, ao longo do período de estudo, encontram-se nas Tabela 6 e 7, respectivamente. As figuras 18 e 19 representam a distribuição vertical das espécies com atividade reprodutiva direta e indireta, respectivamente. A distribuição horizontal está representada na figura 20, atividade reprodutiva direta, e 21, atividade reprodutiva indireta. A profundidade média onde os indivíduos foram encontrados também está representada nas figuras 22 e 23, para as espécies com atividade reprodutiva direta e indireta, respectivamente. A análise gráfica isolada da distribuição espacial revela sobreposição parcial ou total entre algumas espécies que apresentaram atividade reprodutiva direta na lagoa, principalmente em relação à distribuição horizontal. A espécie *P. fuscomaculatus* não foi submetida a nenhuma das análises de distribuição espacial em virtude da insuficiência de dados e por não terem sido registrados machos com atividade de vocalização durante o período de estudo. Para as classes de idade, só foram considerados nas análises de distribuição espacial os indivíduos com número de observações maior do que dez ($n = 10$).

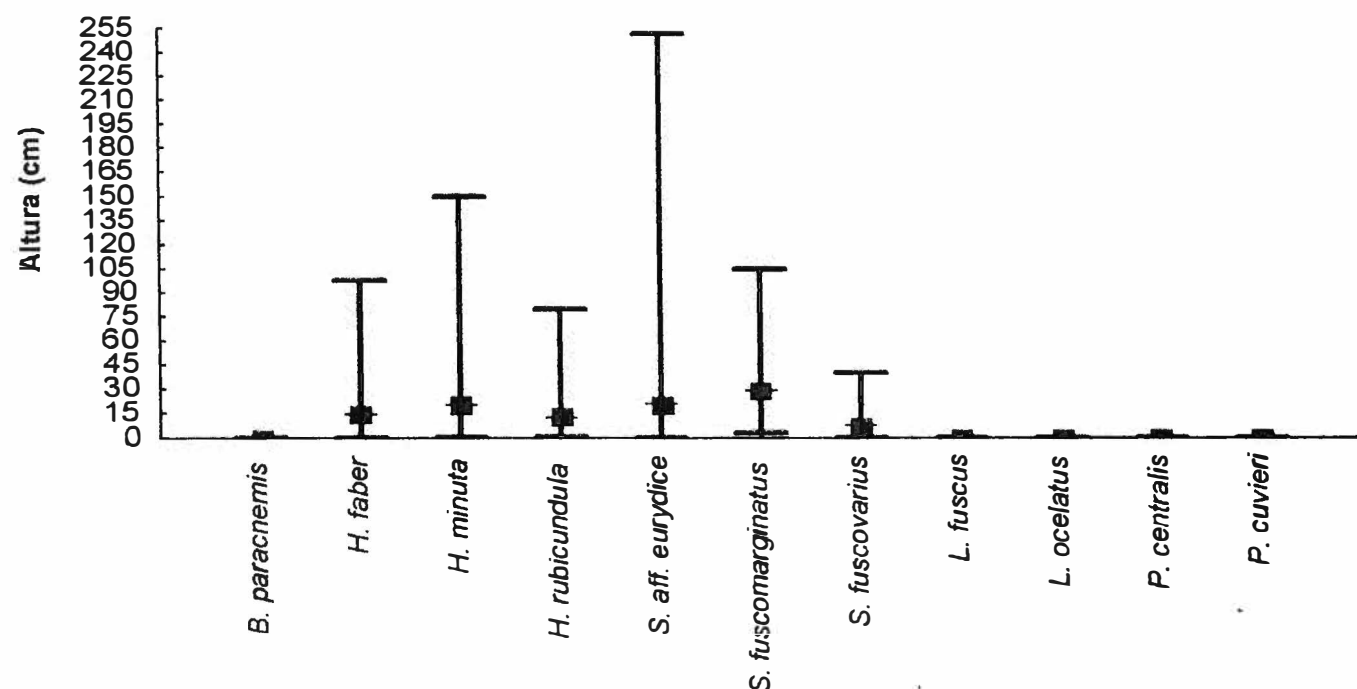


Figura 18: Distribuição vertical, apresentando altura máxima e mínima (linha vertical) em relação à água, das espécies que apresentaram atividade reprodutiva direta na lagoa, ao longo do período de estudo. A altura média está representada pelo quadrado.

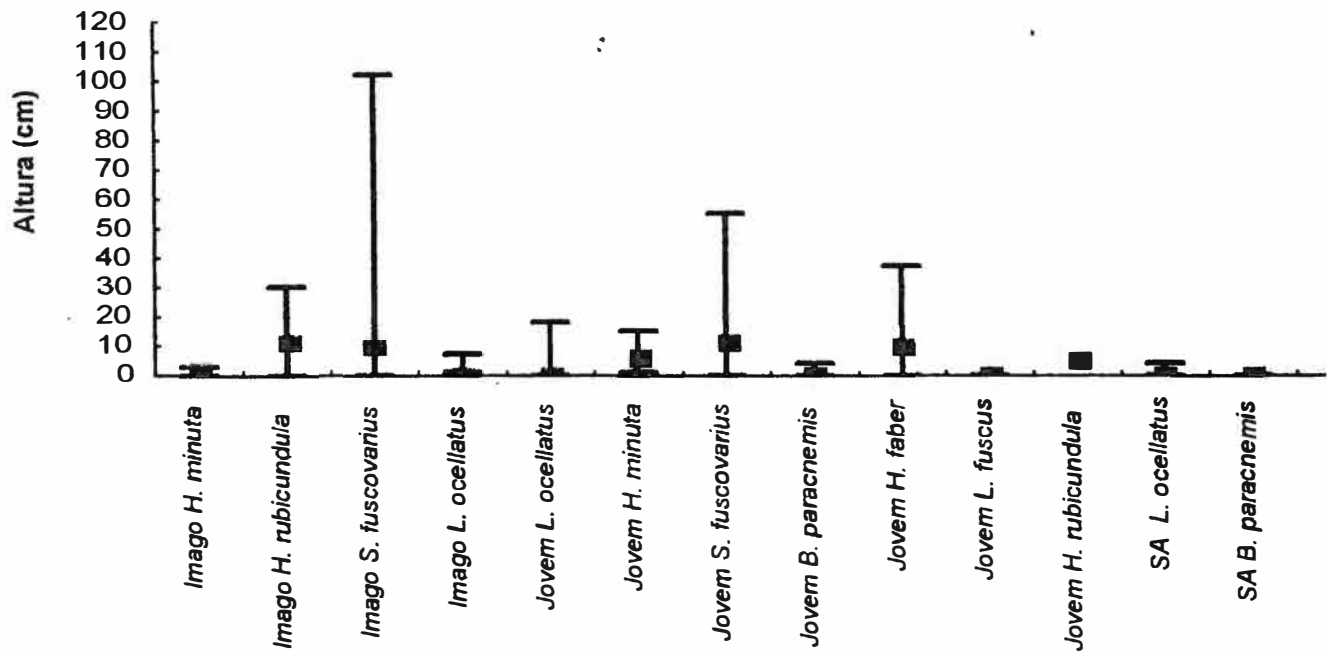


Figura 19: Distribuição vertical (cm), apresentando altura máxima e mínima (linha vertical) em relação à água, das espécies que apresentaram atividade reprodutiva indireta na lagoa, ao longo do período de estudo. A altura média está representada pelo quadrado. (SA= sub-adulto).

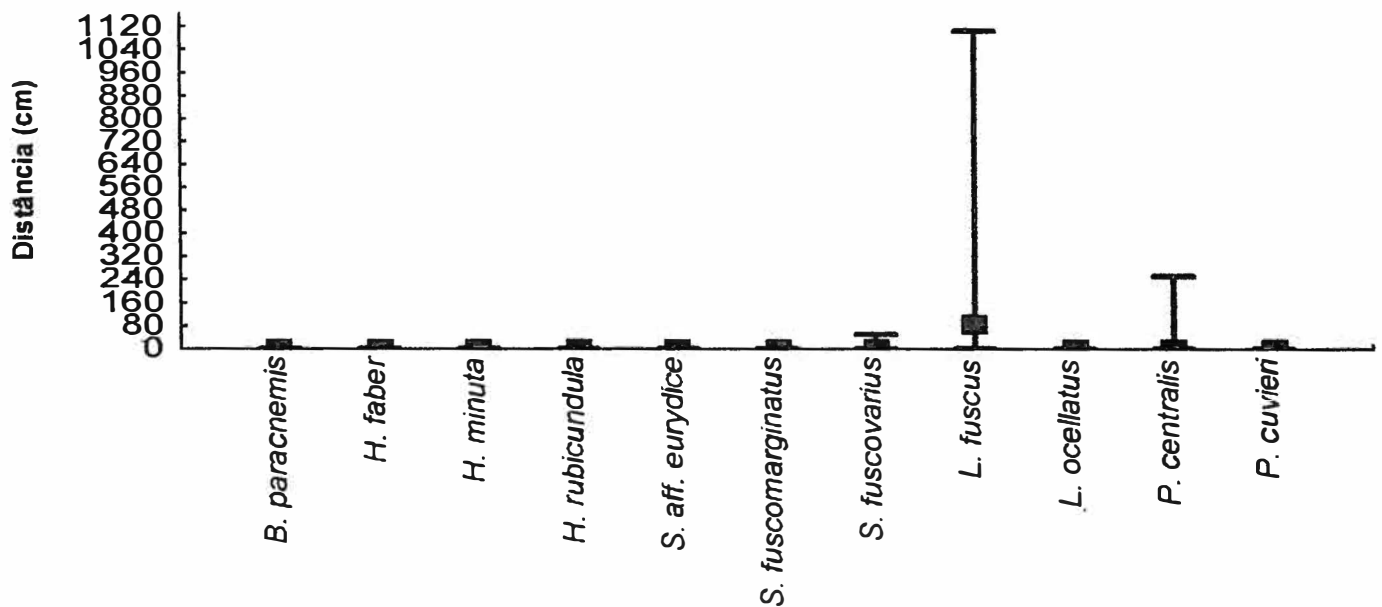


Figura 20: Distribuição horizontal (cm), apresentando distância máxima e mínima (linha vertical) em relação à água, das espécies que apresentaram atividade reprodutiva direta na lagoa, ao longo do período de estudo. A distância média está representada pelo quadrado.

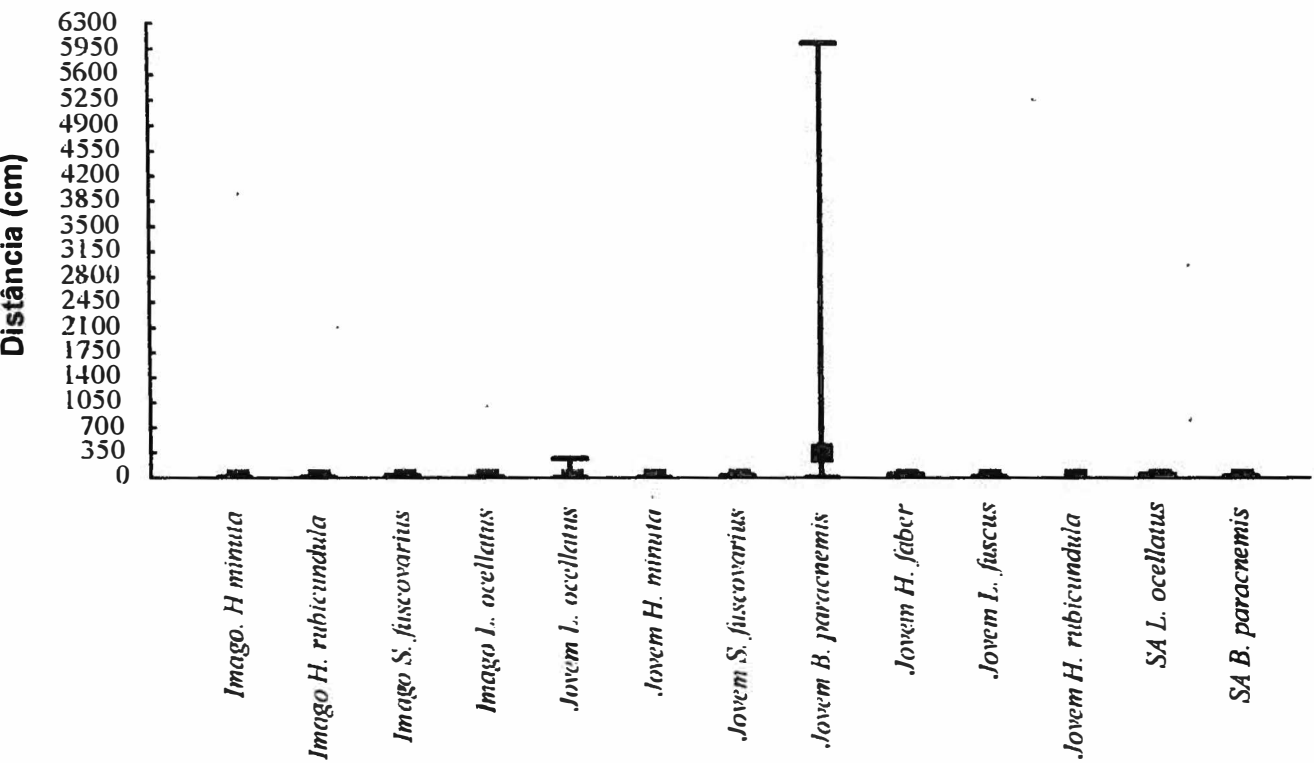


Figura 21: Distribuição horizontal (cm), apresentando distância máxima e mínima (linha vertical) em relação à água, das espécies que apresentaram atividade reprodutiva indireta na lagoa, ao longo do período de estudo. A distância média está representada pelo quadrado. (SA= sub-adulto).

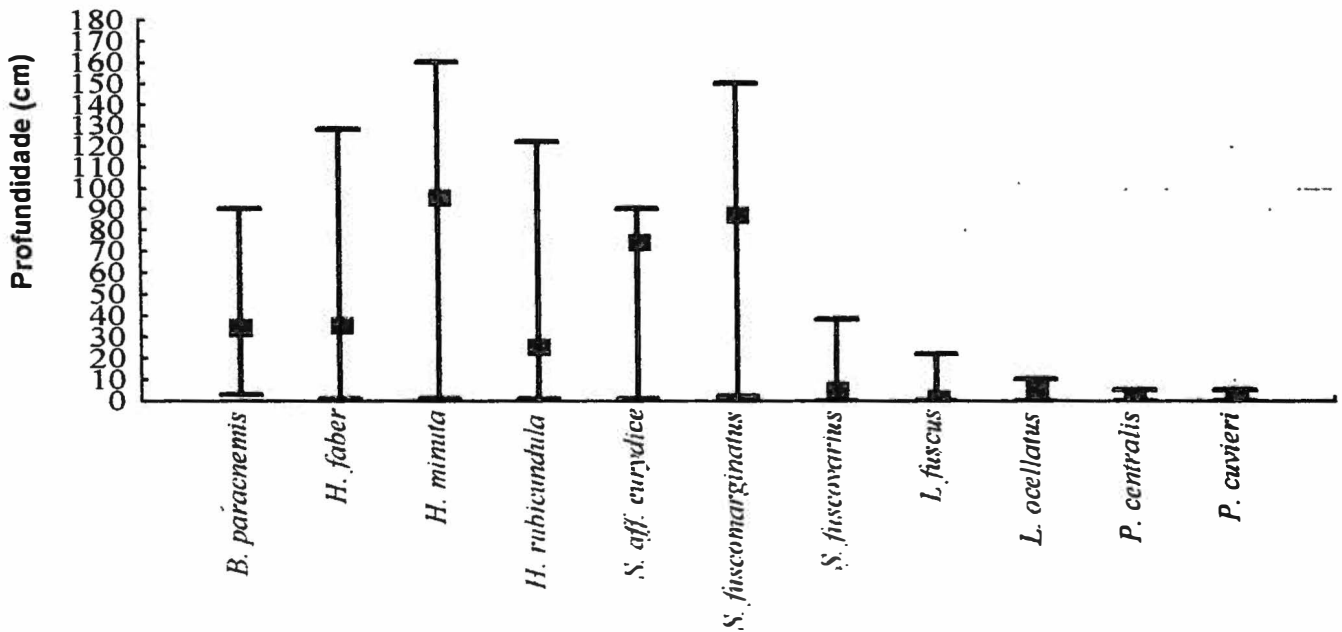


Figura 22: Profundidade (linha vertical) registrada para as espécies que apresentaram atividade reprodutiva direta na lagoa, ao longo do período de estudo. A profundidade média está representada pelo quadrado.

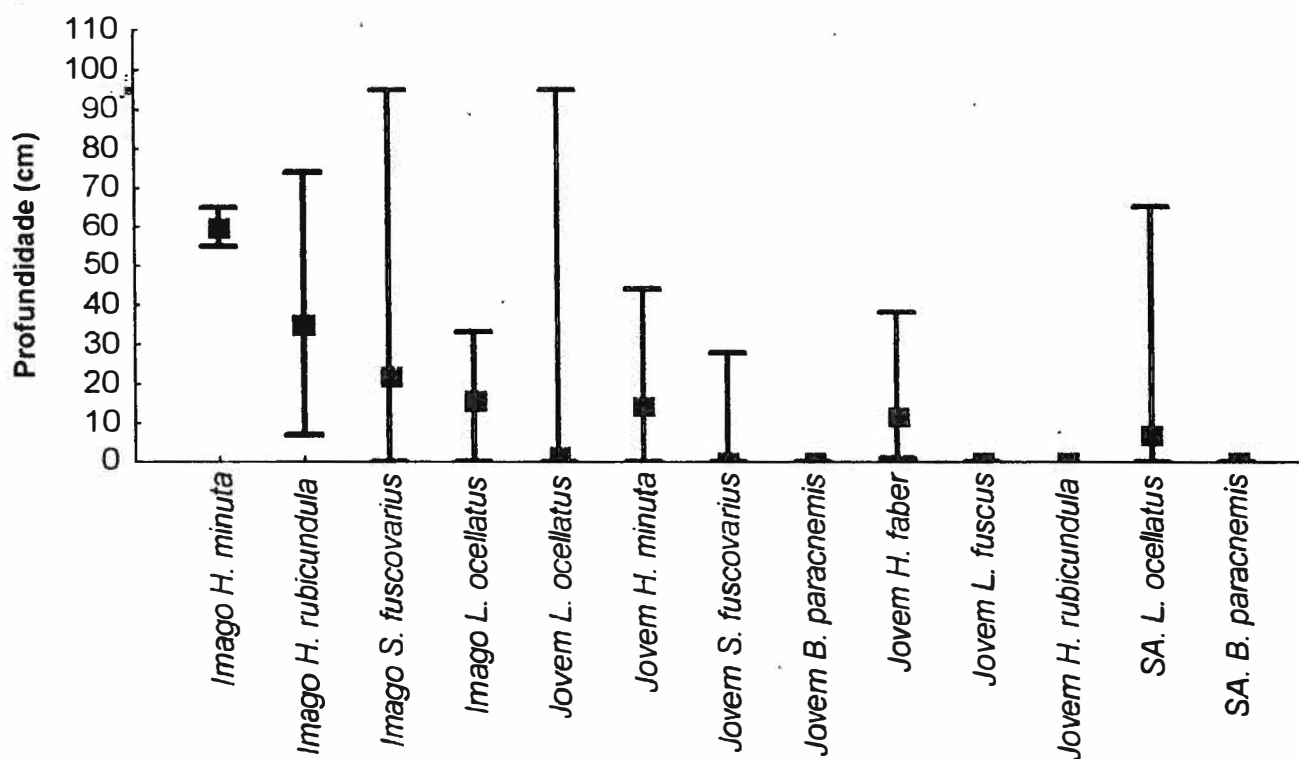


Figura 23: Profundidade (linha vertical) registrada para as espécies que apresentaram atividade reprodutiva indireta na lagoa, ao longo do período de estudo. A profundidade média está representada pelo quadrado.

Tabela 6: Média \pm desvio padrão (DP) das variáveis altura (AM) e distância (DM) da água, e profundidade (PM) no local de registro das espécies (n = número de indivíduos por espécie) em atividade reprodutiva direta na lagoa temporária na região da Lapinha, Lagoa Santa (MG). O intervalo de confiança (μ) para cada variável está expresso entre parênteses.

Espécie (n)	AM \pm DP (μ)	DM Média \pm DP (μ)	Profundidade \pm DP (μ)
<i>B. paracnemis</i> (n=264)	00	00	34,3 \pm 22,7 (31,5 $\leq \mu \leq$ 37,1)
<i>L. ocellatus</i> (n = 23)	00	00	5,67 \pm 2,65 (4,59 $\leq \mu \leq$ 6,75)
<i>P. centralis</i> (n=477)	00	1,0 \pm 14,08 (0 $\leq \mu \leq$ 2,33)	0,38 \pm 0,87 (0,3 $\leq \mu \leq$ 0,46)
<i>P. enriieri</i> (n=129)	00	00	0,37 \pm 0,78 (0,24 $\leq \mu \leq$ 0,5)
<i>H. minuta</i> (n = 741)	20,26 \pm 25,95 (18,44 $\leq \mu \leq$ 22,08)	00	95,8 \pm 47,71 (92,37 $\leq \mu \leq$ 99,23)
<i>H. rubicundula</i> (n = 711)	12,52 \pm 14,68 (11,44 $\leq \mu \leq$ 13,6)	00	25,42 \pm 32,0 (23,01 $\leq \mu \leq$ 27,83)
<i>H. faber</i> (n = 185)	14,34 \pm 25,69 (10,64 $\leq \mu \leq$ 18,04)	00	35,86 \pm 12,62 (34,24 $\leq \mu \leq$ 37,48)
<i>S. aff. emygdice</i> (n = 123)	20,99 \pm 26,78 (16,26 $\leq \mu \leq$ 25,72)	00	74,03 \pm 9,21 (72,40 $\leq \mu \leq$ 75,66)
<i>S. fuscocomarginatus</i> (n = 113)	29,09 \pm 24,84 (24,51 $\leq \mu \leq$ 36,67)	00	87,92 \pm 38,52 (80,82 $\leq \mu \leq$ 95,02)
<i>S. fuscovarivus</i> (n= 102)	7,81 \pm 12,1 (5,46 $\leq \mu \leq$ 10,16)	1,44 \pm 7,98 (0 $\leq \mu \leq$ 2,99)	4,8 \pm 8,0 (3,25 $\leq \mu \leq$ 6,35)
<i>L. fuscus</i> (n=361)	00	80,43 \pm 206,0 (54,93 $\leq \mu \leq$ 105,93)	0,89 \pm 4,04 (0,47 $\leq \mu \leq$ 1,31)

Tabela 7: Média \pm desvio padrão (DP) das variáveis altura (AM) e distância (DM) da água, e profundidade (PM) no local de registro, das espécies (n = número de indivíduos por espécie) que apresentaram indícios de atividade reprodutiva indireta na lagoa temporária na região da Lapinha, Lagoa Santa (MG). O intervalo de confiança (μ) para cada variável está expresso entre parênteses.

Espécie (n)	AM \pm DP (μ)	DM Média \pm DP (μ)	Profundidade \pm DP (μ)
Jovem de <i>B. paracnemis</i> (n = 25)	0,16 \pm 0,8 (0 $\leq \mu \leq$ 0,47)	364,6 \pm 1299,45 (0 $\leq \mu \leq$ 873,97)	00
Sub-adulto <i>B. paracnemis</i> (n = 4)	00	5,75 \pm 8,18 (0 $\leq \mu \leq$ 11,38)	00
Imago de <i>L. ocellatus</i> (n = 6)	0,17 \pm 0,41 (0 $\leq \mu \leq$ 0,5)	2 \pm 4,43 (0 $\leq \mu \leq$ 5,54)	16,03 \pm 16,65 (2,71 $\leq \mu \leq$ 29,35)
Jovem de <i>L. ocellatus</i> (n = 472)	0,07 \pm 0,92 (0 $\leq \mu \leq$ 0,15)	9,48 \pm 16,22 (8,02 $\leq \mu \leq$ 10,94)	1,39 \pm 8,0 (0,67 $\leq \mu \leq$ 2,11)
Sub-adulto de <i>L. ocellatus</i> (n = 60)	0,23 \pm 0,72 (0,05 $\leq \mu \leq$ 0,41)	2,53 \pm 6,71 (0,83 $\leq \mu \leq$ 4,23)	6,76 \pm 12,12 (3,96 $\leq \mu \leq$ 9,83)
Jovem de <i>L. fuscus</i> (n = 3)	00	2,0 \pm 3,5 (0 $\leq \mu \leq$ 5,96)	00
Imago de <i>H. minuta</i> (n = 2)	1,50 \pm 2,12 (0 $\leq \mu \leq$ 4,44)	00	49,10 \pm 22,49 (17,9 $\leq \mu \leq$ 80,26)
Jovem de <i>H. minuta</i> (n = 3)	5,67 \pm 8,08 (0 $\leq \mu \leq$ 14,81)	0,33 \pm 0,58 (0 $\leq \mu \leq$ 0,76)	14,67 \pm 25,4 (0 $\leq \mu \leq$ 43,41)
Imago de <i>H. rubicundula</i> (n = 11)	11 \pm 8,97 (5,7 $\leq \mu \leq$ 16,3)	00	34,9 \pm 31,43 (16,33 $\leq \mu \leq$ 53,6)
Jovem de <i>H. rubicundula</i> (n = 1)	05	00	00
Jovem de <i>S. fuscovarius</i> (n = 229)	11,19 \pm 8,87 (10,04 $\leq \mu \leq$ 13,92)	12,74 \pm 8,33 (11,66 $\leq \mu \leq$ 13,82)	0,24 \pm 2,6 (0 $\leq \mu \leq$ 0,58)
Imago de <i>S. fuscovarius</i> (n = 127)	9,79 \pm 15,68 (7,06 $\leq \mu \leq$ 17,91)	5,87 \pm 8,95 (4,31 $\leq \mu \leq$ 7,43)	21,85 \pm 23,54 (17,76 $\leq \mu \leq$ 25,94)
Jovem de <i>H. faber</i> (n = 4)	10 \pm 18,06 (0 $\leq \mu \leq$ 27,7)	9,75 \pm 19,5 (0 $\leq \mu \leq$ 28,86)	12 \pm 17,41 (0 $\leq \mu \leq$ 29,09)

De forma geral, pode-se verificar que os leptodactilídeos apresentaram tendência a ocupar o estrato terrestre e os hilídeos o estrato arborícola. Os leptodactilídeos adultos estiveram associados predominantemente às margens da lagoa (segmentos A e B), em áreas de charco ou com formação de pequenas poças ou tocas de pouca profundidade, ao passo que os hilídeos ocuparam preferencialmente a vegetação emergente da lagoa (segmentos B, C, D e E). Entretanto, a hipótese nula de sobreposição na distribuição espacial das espécies na lagoa foi rejeitada. Os resultados da análise multivariada (MANOVA) para o conjunto de variáveis altura, distância e profundidade específica, revelaram distribuição diferenciada entre as espécies (λ de Wilk's = 0,511609; $R_{27,5686} = 54,32941$ $p < 0,001$). Para detectar qual(ais) variável(eis) rejeitou(aram) a hipótese nula, foi realizada uma análise de variância (ANOVA), cujos resultados indicaram que houve segregação espacial quanto a distribuição vertical, altura e distância da água, respectivamente ($F_{9,1949} = 146,8660$; $p < 0,001$ e $F_{9,1949} = 17,3195$; $p < 0,001$), e profundidade específica ($F_{9,1949} = 18,3450$; $p < 0,001$), para as espécies registradas na lagoa. Os contrastes planejados também mostraram distribuição significativamente diferenciada entre hilídeos e leptodactilídeos (λ de Wilk's = 0,7725; $R_{3,000} = 191,1825$; $p < 0,001$), hilídeos e bufonídeos (λ de Wilk's = 0,8327; $R_{3,000} = 130,4038$ $p < 0,001$), leptodactilídeos e bufonídeos (λ de Wilk's = 0,98165; $R_{3,000} = 12,13471$; $p < 0,001$), hilídeos grandes (*H. faber*, *S. aff. eurydice* e *S. fuscovarius*) e pequenos (*H. rubicundula*, *H. minuta* e *S. fuscomarginatus*) (λ de Wilk's = 0,96858; $R_{3,000} = 21,05544$; $p < 0,001$), indicando partilha de recursos na comunidade estudada. *Leptodactylus ocellatus* não foi incluída nas análises de variância para a distribuição espacial em virtude da baixa densidade populacional registrada na lagoa durante o período de estudo ($n=23$ machos em atividade de vocalização). As análises de variância isoladas para cada família revelaram distribuição espacial diferenciada para hilídeos e leptodactilídeos. A família Hylidae apresentou partilha quanto à distribuição vertical e horizontal e profundidade específica ($F_{5,1199} = 16,54046$, $p < 0,001$; $F_{5,1199} = 22,98083$, $p < 0,001$ e $F_{5,1199} = 78,96432$; $p < 0,001$, respectivamente), enquanto que a família Leptodactylidae partilhou o espaço horizontal e a profundidade específica, porém compartilhou o espaço vertical ($F_{2,507} = 17,12166$, $p < 0,001$; $F_{2,507} = 8,80774$, $p < 0,001$ e $F_{2,507} = 0,35768$; $p = 0,6995$, respectivamente), indicando preferência das espécies de leptodactilídeos da comunidade estudada pelo substrato terrestre.

Foi possível observar, em adição, que *S. fuscomarginatus* utilizou-se apenas de habitats verticais, enquanto que *B. paracnemis* e os leptodactilídeos foram encontrados ocupando apenas habitats horizontais. Por outro lado, espécies como *H. faber*, *H. minuta*, *H. rubicundula*, *S. aff. eurydice* e *S. fuscovarius* utilizaram o habitat tanto horizontal quanto verticalmente.

A análise gráfica da distribuição espacial para as espécies que apresentaram atividade reprodutiva indireta (imagos, jovens e sub-adultos), evidencia sobreposição parcial apenas quanto à distribuição horizontal das classes de idade para estas espécies. Contudo, os resultados da análise multivariada (MANOVA) entre as classes de idade revelaram que também houve segregação espacial entre as classes de idade das espécies que apresentaram atividade reprodutiva indireta (λ de Wilk's= 0,645108; $R_{12.2201}$ = 33,05833; $p < 0,001$). Os resultados da análise de variância (ANOVA) revelaram segregação quanto à distribuição vertical ($F_{4,834}$ = 25,85425; $p < 0,001$), a distribuição horizontal ($F_{4,834}$ = 15,55332; $p < 0,001$) e profundidade específica ($F_{4,834}$ = 80,65662; $p < 0,0001$). Devido à baixa densidade registrada durante o período de estudo, imagos de *H. minuta* ($n= 2$), *H. rubicundula* ($n= 11$) e *L. ocellatus* ($n= 6$), jovens de *H. minuta* ($n= 3$), *H. rubicundula* ($n= 1$), *H. faber* ($n= 4$) e *L. fuscus* ($n= 3$), além de sub-adultos de *B. paracnemis* ($n= 4$), não foram incluídos nas análises de variância para a distribuição espacial.

4.3.2- Seleção de Microhabitat

A seleção de microhabitat pelas espécies de hilídeos na lagoa revelou preferências distintas quanto à profundidade específica, à densidade da vegetação (vegetação esparsa ou densa), tipo de cobertura vegetal (exposta ou encoberta) e ao tipo de porte vegetal ocupado (capim – do tipo capim melado; vegetação herbácea, vegetação arbustiva e vegetação aquática). Algumas espécies de hilídeos compartilharam os quatro tipos de porte vegetal, mas em proporções distintas, e ocuparam profundidades variadas. A análise isolada da ocupação dos microhabitats demonstra relativa sobreposição quanto aos sítios de vocalização (folhas, galhos, ramos, troncos e capim) para os hilídeos.

Estes últimos dados apresentaram-se um pouco mais diferenciados apenas para os machos de *H. faber*, que, quando não estavam vocalizando parcialmente imersos na água, vocalizavam em troncos ou galhos mais espessos de vegetação arbustiva ou ramos de vegetação herbácea, ambas de alto porte, muito densas e totalmente encobertas. Não houve, em geral, uma distribuição segmentada pelos hilídeos ao longo da lagoa, sendo sua distribuição bem uniforme. Apenas em alguns dias ou meses, ao longo do período de estudo, foi possível verificar a formação de pequenas agregações de algumas espécies em determinados pontos da lagoa. Foi possível observar segregação mais evidenciada entre *H. faber* e os demais hilídeos em relação à seleção de microhabitats e distribuição espacial na lagoa, onde *H. faber* apresentou preferência por ocupar, em maior proporção, vegetação flutuante como sítio de vocalização e às vezes parcialmente imersa no chão, além de terem sido encontrados indivíduos vocalizando empoleirados em vegetação densa e encoberta de alto porte, mais próximas da margem da lagoa, com profundidades específicas menores, correspondentes, na maioria, ao segmento C. Os dados relativos à ocupação destes hilídeos com atividade reprodutiva direta e indireta na lagoa estão representados nas Tabela 8 e 9, respectivamente.

Hyla minuta Peters, 1872 – É espécie com ampla distribuição geográfica (ver LUTZ, 1973), ocorrendo em grande quantidade durante o ano todo em algumas regiões (ver CARDOSO, 1981) e ocupando ambientes próximos a conglomerados humanos, como a área de estudo deste trabalho. Foi a espécie mais abundante durante o período de estudo, sendo encontrada apenas em vegetação emergente no interior da lagoa. Distribuiu-se homogeneamente por toda a lagoa no estágio E1, ocupando preferencialmente galhos e folhas de vegetação arbustiva e herbácea, respectivamente, além de capim e vegetação aquática. No início do estágio E2 da lagoa, grande parte dos machos em atividade de vocalização agregou-se em pequena área do setor centro-norte da lagoa, onde predominava um capinzal de alto porte, mais próximo à margem da lagoa e das áreas mais urbanizadas. No período de cheia, correspondente ao estágio E1, os machos em atividade de vocalização eram mais frequentes nas áreas de vegetação densa e tipo de cobertura encoberto, predominantemente no segmento E da lagoa.

Já no começo do estágio E2, quando a densidade de machos em atividade de vocalização era menor, houve maior ocorrência destes em áreas de vegetação esparsa e tipo de cobertura exposta, ocupando predominantemente os segmentos C e D da lagoa. No final do estágio E2, os indivíduos em atividade de vocalização foram observados ocupando porções aleatórias da lagoa que ainda apresentavam certa densidade vegetal e profundidades médias correspondentes ao segmento C e D. Machos em atividade de vocalização foram observados partilhando poleiros de um mesmo sítio de vocalização somente nos períodos e locais onde formaram agregações. Foi a espécie que registrou as maiores profundidades em relação aos sítios de vocalização, durante todo o período de estudo. Dois imagos de *H. minuta* foram encontrados sobre folha de vegetação aquática e em um ramo de vegetação herbácea, ambos no estágio E2, ocupando o segmento C e D da lagoa, respectivamente. Os jovens encontrados ocuparam galhos de vegetação herbácea emergente no segmento D e, preferencialmente, folhas de vegetação aquática segmento C da lagoa, no estágio E1. No estágio E3 da lagoa, a densidade de machos em atividade de vocalização de *H. minuta* diminuiu bastante, principalmente durante os coros de *B. paracnemis*. Neste estágio, os indivíduos eram encontrados ocupando, principalmente, poleiros de vegetação herbácea e aquática, em meio a grandes concentrações de vegetação flutuante e ficavam, na maioria, expostos quanto ao tipo de cobertura. Os indivíduos se distribuíram por toda a lagoa, porém passaram a ocupar o segmento C e em menor proporção o segmento D, mais próximos às margens da lagoa, ficando mais distantes dos coros de *B. paracnemis*, que se concentravam mais na área central da borda sul da lagoa e no segmento E da borda norte. A abundância dos indivíduos diminuía em direção à borda sul da lagoa que no estágio E3, era a mais rasa e já apresentava áreas secas e/ou parcialmente secas, com predomínio de vegetação rasteira. No estágio E4, foi observada brusca redução na densidade de machos em atividade de vocalização. Os poucos machos registrados estavam concentrados no setor sul da lagoa, ocorrendo em maior proporção em áreas próximas à margem da lagoa, caracterizadas pelos segmentos B e C. Os sítios de vocalização preferencialmente ocupados eram formados por vegetação herbácea emergente de baixo porte, esparsa e exposta, ou vegetação arbustiva de alto porte, densa e encoberta, encontradas nas valas denominadas “cacimbas”, encontradas nas margens do setor sul da lagoa, de maior profundidade e que permaneciam alagadas mesmos nos períodos de seca.

Em outros estudos (e.g. SILVANO, 1999), *H. minuta* foi encontrada ocupando ambientes abertos, semi-fechados e fechados, tanto em áreas urbanas quanto em áreas rurais, além de ambientes caracterizados pelos ecossistemas Cerrados, Mata Atlântica e Campo Rupestre. Fêmeas ovuladas e casais em amplexo eram encontrados nos mesmo locais dos sítios de vocalização. Desovas de *H. minuta* foram encontradas por CARDOSO *et al.* (1989), na região de Morro do Ferro em Poços de Caldas (MG), em vegetação aquática submersa de poças permanentes, além de girinos em uma poça grande e rasa com vegetação abundante e fluxo contínuo de água, e na Fazenda da Cava, também em Poços de Caldas (MG), sempre ancoradas à vegetação submersa. Girinos foram observados nos locais de maior concentração de machos em atividade de vocalização, em porções da lagoa de menor profundidade, em meio à densa vegetação flutuante submersa.

Hyla rubicundula Reinhardt & Lütken, 1862 "1861" - Tendo como localidade tipo a região de Lagoa Santa, também foi uma das espécies mais abundantes, ocorrendo sempre na vegetação emergente dentro da lagoa. Foi registrada ocupando ramos, galhos e folhas de vegetação herbácea e arbustiva e raramente era encontrada em capim ou vegetação aquática. Sua distribuição ao longo da lagoa foi uniforme nos estádios E1, e início do E2, quando interrompeu suas atividades. Durante este período a grande maioria dos machos em atividade de vocalização foi encontrada em áreas de vegetação densa e tipo de cobertura encoberto. Mesmo nos períodos de maior densidade, nunca foi registrado mais de um indivíduo ocupando o mesmo poleiro de um mesmo sítio de vocalização. Em raríssimas situações, foram observados dois machos vocalizando, em poleiros diferentes, da mesma vegetação. Os machos de *H. rubicundula* distribuíram-se ao longo de toda a extensão da lagoa, ocupando predominantemente o segmento D. Não foi observada formação de agregações de machos de *H. rubicundula*, que apenas apresentaram maior abundância no setor sul da lagoa durante o estágio E4. Neste período, os machos ocuparam preferencialmente ramos e folhas de vegetação herbácea, esparsa e exposta, mais próximos da superfície da água. Imagos de *H. rubicundula* foram encontrados durante o estágio E1, ocupando galhos e folhas de vegetação herbácea emergente, distribuídos aleatoriamente ao longo da lagoa. Jovens recém-metamorfoseados foram registrados no final do estágio E4 da lagoa, ocupando vegetação herbácea. Neste mesmo período, casais em amplexo foram registrados sobre folhas de vegetação herbácea.

Girinos também foram observados neste período, em locais com grande concentração de machos em atividade de vocalização, em áreas de menor profundidade e com grande densidade de vegetação flutuante e detritos submersos. SILVANO (1999), num estudo realizado na APA São José e entorno (MG), registrou a ocorrência de *H. rubicundula* em ambientes urbanos e rurais, em áreas de Cerrado, Mata Atlântica e Campo Rupestre.

Hyla faber Wied-Neuwied, 1821- Também considerada espécie constante na lagoa, apresentou distribuição em manchas ao longo da lagoa. Os machos vocalizavam, predominantemente, parcialmente imersos na água, ora no chão ora sobre emaranhados de vegetação flutuantes ou, em menor proporção, empoleirados em troncos de vegetação arbustiva de alto porte. Em todos os casos, estes machos sempre se encontravam agregados, formando pequenos coros ao longo da lagoa, mantendo distância mínima de aproximadamente 150cm em relação ao macho vizinho, em áreas fixas que apresentavam predominantemente touceiras de vegetação herbácea e arbustiva, de alto porte, bastante densa, com tipo de cobertura encoberta, nos estádios E1 e parte do E2 da lagoa. Segundo POMBAL (1995), embora os machos de *H. faber* sejam territoriais, toleram a presença de outros machos que não estejam vocalizando nas proximidades. Nitidamente, o estímulo que orienta os machos desta espécie para o confronto é o canto, ou sons produzidos pelos invasores (POMBAL, 1995). A frequência de machos em atividade de vocalização foi maior no segmento C da lagoa. Por vezes, foram observados indivíduos deslocando-se incessantemente pela água ou, quando se aproximavam de machos ativos parcialmente imersos, se deslocavam subitamente ou saltavam para o tronco de vegetação arbustiva mais próxima. Esta espécie interrompeu suas atividades nos meses de junho e julho, retornando no final do estágio E2. No final do estágio E2 e no estágio E3 foram encontrados três indivíduos jovens de *H. faber*, ocupando os segmentos A e B da lagoa. Durante o estágio E3, alguns machos reiniciaram sua atividade de vocalização, de forma gradativa, sendo encontrados somente na porção norte da lagoa, que apresentava maiores profundidades e cuja margem ainda possuía densas manchas de vegetação herbácea e arbustiva de alto porte.

O microhabitat ocupado por estes machos não diferiu daqueles utilizados pela maioria durante os outros estádios da lagoa, sendo encontrados, predominantemente, também no segmento C, em áreas isoladas desta porção da lagoa, com vegetação densa e encoberta, mas sem a formação de coros ou agregações, somente observados no estágio E1. POMBAL (1995) também encontrou machos de *H. faber* vocalizando na água por entre juncáceas e, às vezes, em vegetação emergente. Desovas flutuantes de *H. faber* foram encontradas por CARDOSO *et al.* (1989) na Fazenda da Cava, em Poços de Caldas (MG), colocadas em “painéis” elaboradas pelos próprios indivíduos, próximas à borda da poça e os girinos distribuíam-se ao acaso pela poça.

Scinax aff. *eurydice* (Bokermann, 1968) – Apresentou grande abundância de machos em atividade de vocalização no estágio E1, sofrendo rápido declínio no final deste período, até tornar-se ausente já no estágio E2. Ocupou predominantemente ramos de vegetação arbustiva e herbácea emergentes, além de folhas do mesmo porte e de capim. Apenas um macho foi observado vocalizando sobre uma folha de vegetação arbórea. Apesar de distribuir-se homogeneamente ao longo da lagoa, sendo mais freqüente no segmento D, durante o período de maior abundância, os machos em atividade de vocalização eram encontrados em duas grandes manchas de vegetação, uma em cada extremidade da lagoa.

Scinax fuscomarginatus (A. Lutz, 1925) – Descrita com base em material procedente de São Paulo e Belo Horizonte, foi um dos hilídeos menos abundante na lagoa. Distribuiu-se de maneira uniforme ao longo da lagoa, sendo encontrada predominantemente nos segmentos E e D, respectivamente. Esta espécie demonstrou preferência por capim e folhas de vegetação herbácea e arbustiva emergentes. No entanto, alguns machos foram observados vocalizando em galhos e ramos de vegetação herbácea e arbustiva emergentes. Também foi mais abundante no estágio E1, apresentando redução gradativa até o início do estágio E2, quando não foi registrado mais nenhum indivíduo. A atividade de vocalização foi retomada no estágio E4 e uma grande concentração de machos foi observada no final deste período. Neste momento, foram registradas grandes agregações de machos vocalizantes no setor sul, ocupando ramos e folhas de densas manchas de vegetação herbácea e arbustiva, tanto de baixo quanto de alto porte, porém sempre mais próximas à margem da lagoa.

Foi possível observar que grandes densidades de girinos também eram encontrados nestes locais, que apresentavam pequenas profundidades, com alta densidade de vegetação flutuante e detritos submersos. Os machos em atividade de vocalização desta espécie apresentaram a maior altura média dos poleiros em relação à água. CARDOSO (1981), trabalhando no Município de Campinas, São Paulo, encontrou machos de *S. fuscumarginatus* emitindo vocalizações com a cabeça voltada para baixo, sobre ramos e folhas de pequenos arbustos localizados na margem ou no interior de uma poça temporária, em altura variável de 20 a 80 cm, além de indivíduos isolados em atividade de vocalização na vegetação marginal de uma lagoa permanente, às vezes com a cabeça voltada para cima, e sobre folhas de taboa.

Scinax fuscovarius (A. Lutz, 1925) – Foi o hilídeo menos abundante durante o período de estudo. Os machos iniciaram e encerraram sua atividade de vocalização no estádio E4 da lagoa e foram observados vocalizando preferencialmente no chão, em áreas de charco, protegidos por densos tufo de vegetação herbácea e arbustiva nas margens do setor sul lagoa. Imagos e jovens foram mais abundantes no estádio E1, ocupando preferencialmente, respectivamente, folhas de vegetação (densa e encoberta) herbácea e galhos de vegetação herbácea e o substrato denominado bambuzal (esparsa e encoberta). Girinos foram observados durante o estádio E4, nas áreas alagadas das margens da lagoa, próximo aos locais utilizados como sítio de vocalização pelos machos. Fêmeas ovuladas também foram observadas neste período, no chão em pontos encharcados das margens da lagoa, em maior proporção em áreas esparsas e expostas. O mesmo sítio de vocalização registrado no presente trabalho foi encontrado por CARDOSO (1981), em uma lagoa permanente no Município de Campinas (SP). NASCIMENTO (1991) registrou a ocorrência de *S. fuscovarius* no Parque das Mangabeiras (MG), associada a corpos d'água temporários ou então permanentes de pouca profundidade e parados, ambos relacionados a áreas que foram sujeitas à modificação antrópica, ocupando vegetação herbácea marginal ou emergente, sobre ou entre touceiras de gramíneas e ciperáceas.

Os leptodactilídeos também demonstram evidências de seleção de microhabitats, sendo que os machos de *L. ocellatus* em atividade de vocalização apresentaram distribuição em manchas, com grande fidelidade em relação aos sítios de vocalização, enquanto que os machos de *L. fuscus*, *P. civieri* e *P. centralis* vocalizavam ao longo de toda a margem da lagoa. Os leptodactilídeos revelaram preferências distintas quanto ao segmento da lagoa, densidade da vegetação, tipo de cobertura e tipo de substrato ocupado. Jovens e sub-adultos também demonstraram preferências quanto à utilização do microhabitat. Os dados relativos à ocupação dos leptodactilídeos com atividade reprodutiva direta e indireta na lagoa estão representados nas Tabelas 8 e 9, respectivamente.

Leptodactylus ocellatus (Linneaus, 1758) - Foram registrados vários estágios de desenvolvimento desta espécie durante o período de estudo. Foi possível identificar uma distribuição em mancha para os machos em atividade de vocalização desta espécie. Estes machos ocupavam sempre as mesmas porções da lagoa durante a emissão de vocalizações, sempre associados às bordas alagadas da lagoa (segmento B) durante o estágio E1 da lagoa. Estas áreas caracterizavam-se por apresentarem vegetação herbácea e arbustiva extremamente densas, sempre com tipo de cobertura encoberto. Indivíduos adultos ainda foram registrados no início estágio E2, porém sem atividade de vocalização. Imagos de *L. ocellatus* foram encontrados no estágio E1, ocupando predominantemente folhas de vegetação aquática, no segmento E da lagoa. Indivíduos jovens foram os mais abundantes dentro da espécie, distribuindo-se por toda a lagoa, sendo encontrados durante todo o período de estudo, porém com maior frequência no estágio E2 da lagoa, período de menor riqueza e diversidade de espécies. Foram encontrados mais frequentemente no chão com vegetação rasteira, durante o estágio E1 e no chão úmido durante os demais estágios. Contudo, também foram observados indivíduos parcialmente imersos na água, sobre emaranhados de vegetação flutuante, além de indivíduos no solo nu ou em tocas alagadas, do tipo valeta, nas margens da lagoa e em uma concentração de bambus cortados e depositados numa pequena área do segmento A da lagoa, denominado bambuzal.

Desta forma, os jovens foram mais abundantes no segmento A da lagoa. Os sub-adultos demonstraram preferência por ocuparem o segmento B da lagoa, parcialmente imersos sobre a vegetação flutuante ou no chão parcialmente imerso, respectivamente, além de terem sido encontrados no chão úmido, próximo à água. Alguns indivíduos foram ainda observados sobre vegetação flutuante nos segmentos C e D. Apresentaram abundância inversa à dos machos em atividade de vocalização e imagos, com aumento gradual em direção ao estágio E2 da lagoa, mas apresentaram uma baixa densidade durante os estádios E3 e E4. Foram encontrados com maior frequência no segmento B, mas também foram registrados indivíduos nos segmentos A, C e D. NASCIMENTO (1991) registrou a ocorrência de um indivíduo de *L. ocellatus*, sem atividade de vocalização, parcialmente mergulhado, abrigado sob folhas de gramíneas que se dispunham sobre a água, em uma área de ambiente considerado fechado, no Parque das Mangabeiras (MG). Fêmeas ovuladas foram observadas no chão, parcialmente imersas (segmento B), em áreas de vegetação esparsa e exposta do setor sul da lagoa. Girinos também foram observados nestes mesmo locais. Desovas envoltas por espuma branca de *L. ocellatus* foram encontradas por CARDOSO *et al.* (1989) na Fazenda da Cava, em Poços de Caldas (MG), colocadas entre a vegetação marginal ou emergente da poça, geralmente na superfície da água.

Leptodactylus fuscus (Schneider, 1799) – Iniciou suas atividades reprodutivas durante o estágio E3 da lagoa. Apesar de apenas uma fração da borda sul da lagoa ter secado ou apresentar áreas de charco, os machos desta espécie iniciaram suas atividades na segunda quinzena de setembro. Estiveram sempre associados ao chão úmido ou à vegetação rasteira em áreas encharcadas, nas clareiras formadas nas porções mais secas ou ainda em meio a manchas de vegetação densa nas margens da lagoa. Eram encontrados aleatoriamente ao longo de toda a margem da lagoa durante os estádios E3 e E4, mas concentravam-se principalmente no setor sul, que apresentava grandes áreas secas com vegetação rasteira ou porções muito úmidas, mais próximas às áreas alagadas, com formações de pequenas poças, dominadas por vegetação rasteira e envoltas por vegetação herbácea e arbustiva espaçadas. Apresentaram grande fidelidade quanto à ocupação do microhabitat, sendo que os machos em atividade de vocalização ocupavam preferencialmente áreas encharcadas mais afastadas nas margens da lagoa.

Machos vocalizavam no chão, em áreas abertas sem vegetação, em meio a tufo de capim e pequenas poças, em áreas brejosas (charcos) ou ainda em locais mais secos. SILVANO (1999), num estudo realizado na APA São José e entorno (MG), registrou a ocorrência de *L. fuscus* em ambientes urbanos e rurais, em áreas de Cerrado, Mata Atlântica e Campo Rupestre. Jovens recém metamorfoseados foram encontrados no estágio E4 no chão úmido ou em áreas de charco. Neste mesmo período, grandes concentrações de girinos foram observadas em várias áreas alagadas nas margens da lagoa, com profundidades variadas e fundo geralmente arenoso, podendo ou não conter vegetação flutuante e detritos submersos. Os girinos de *L. fuscus* são típicos de fundo.

Physalaemus centralis Bokermann, 1962 – Os machos desta espécie iniciaram suas atividades de vocalização e apresentaram atividade reprodutiva no estágio E4 da lagoa. Distribuíram-se ao longo de toda a margem da lagoa, mas eram encontrados em maior abundância nas margens dos setores central e sul. Apresentaram grande fidelidade quanto ao sítio de vocalização, independente da localização na lagoa. Os machos vocalizavam no chão, sempre associados a áreas de charco, entre densos tufo de capim e emaranhados de vegetação herbácea e arbustiva, preferencialmente encobertos. Machos em atividade de vocalização e fêmeas ovuladas também eram encontrados flutuando dentro de tocas alagadas, do tipo valeta, em meio à densa vegetação das margens da lagoa. Por vezes, machos e fêmeas ovuladas eram encontrados ocupando a mesma toca. Porém, casais em amplexo só foram observados sobre a vegetação rasteira dominante nas áreas de charco das margens do setor sul da lagoa. Nestes mesmos locais foram registradas muitas desovas em espuma e grandes densidades de girinos, que eram encontrados mais frequentemente em locais de pequena profundidade e com pouca ou nenhuma vegetação flutuante e/ou detritos submersos.

Physalaemus cuvieri Fitzinger, 1826 – Durante o dia podem abrigar-se sob pedras, detritos vegetais e cavidades (BOKERMANN, 1962), abundantes no local de estudo. Segundo ETEROVICK (1998), estes abrigos podem provavelmente ser utilizados pelos machos nas proximidades dos sítios de canto ocupados à noite, resultando em uma mobilidade muito baixa dos indivíduos. *Physalaemus cuvieri* ocorre em simpatria e sintopia com *P. centralis*, com início das atividades de vocalização e reprodutivas também no estágio E4 da lagoa.

Apresentaram as mesmas preferências que *P. centralis* quanto aos sítios de vocalização. Embora pudessem ser encontrados vocalizando muito próximos aos machos de *P. centralis*, maior abundância de machos em atividade de vocalização podia ser observada ocupando porções um pouco mais afastadas nas margens da lagoa. Os machos de *P. cuvieri* eram encontrados mais freqüentemente em um cinturão ao longo das margens da lagoa mais externo em relação aos machos de *P. centralis*. Também eram encontrados vocalizando, mais freqüentemente do que *P. centralis*, flutuando nas bordas de pequenas poças nas áreas de charco ou nas bordas de tocas alagadas, do tipo valeta. Este tipo de sítio de canto é comumente utilizado por *P. cuvieri* em sua ampla distribuição geográfica (BOKERMANN, 1962; CARDOSO, 1980; HADDAD & SAZIMA, 1992; PAPP, 1997). SILVANO (1999), num estudo realizado na APA São José e entorno (MG), também registrou a ocorrência de *P. cuvieri* em ambientes urbanos e rurais, em áreas de Cerrado, Mata Atlântica e Campo Rupestre. Desovas e girinos também foram encontrados nos mesmos locais dos sítios de vocalização, ainda que menos abundantes em relação a *P. centralis*. CARDOSO *et al.* (1989) registraram desovas de *P. cuvieri* em vegetação aquática submersa de poças temporárias e em arbustos de área brejosa, além de girinos, típicos de fundo, nas partes mais profundas com vegetação aquática abundante, na região de Morro do Ferro, em Poços de Caldas (MG), e, na Fazenda da Cava, também em Poços de Caldas (MG), foram registradas desovas envoltas por espuma branca, colocadas entre a vegetação marginal ou emergente da poça, geralmente na superfície da água, e girinos ocupando porções mais rasas, distribuídos ao acaso em relação à borda da poça. Segundo I. SAZIMA (dados não publicados), os girinos costumam ocorrer em trechos rasos de áreas brejosas, como encontrado no presente estudo. Porém, girinos de *P. cuvieri* também podem ser encontrados em outros corpos d'água (BARRETO & MOREIRA, 1996; ROSSA-FERES & JIM, 1996), onde posicionam-se junto ao substrato, preferindo trechos com vegetação aquática (CARDOSO *et al.*, 1989; ROSSA-FERES & JIM, 1996). Correspondem ao tipo lântico de ALTIG & JOHNSTON (1989).

Physalaemus fuscomaculatus (Steindachner, 1864) – Apenas dois indivíduos adultos foram registrados no estádio E4 da lagoa, porém não foram observados em atividade de vocalização.

Ambos os indivíduos ocupavam tocas alagadas nas margens do setor central da lagoa, em áreas desprovidas de vegetação. Não foi observado, durante o período de estudo, nenhum tipo de atividade reprodutiva direta ou indireta.

Bufo paracnemis A. Lutz, 1925 - Foi o único bufonídeo registrado na lagoa. Indivíduos adultos ativos (sem atividade de vocalização), sub-adultos e jovens, demonstraram tendência a ocuparem predominantemente o segmento A da lagoa e em menor proporção o segmento B, com aparente distribuição em manchas, durante os estádios E1 e E2. Indivíduos de *B. paracnemis* adultos, sem atividade reprodutiva direta, revelaram preferências por chão seco com vegetação rasteira no estádio E1 e no chão parcialmente imersos no estádio E2, ocupando ainda o solo nu e chão úmido. Apenas um indivíduo adulto, em comportamento típico de estivação, foi registrado sobre um emaranhado de vegetação flutuante no segmento D, também no estádio E2. Sub-adultos e jovens ocuparam predominantemente o chão seco com vegetação rasteira, sendo que os jovens foram mais abundantes no estádio E1, embora também tenham sido registrados, respectivamente, nos estádios E3 e E4 da lagoa. Os machos desta espécie somente iniciaram suas atividades de vocalização na segunda quinzena do mês de setembro, caracterizada pelo estádio E3 da lagoa. Durante este período os machos apresentaram distribuição em manchas, formando grandes coros ao longo da lagoa. Dois grandes agrupamentos de machos foram encontrados formando coro: (1) um na borda norte da lagoa, ocupando predominantemente o segmento D da lagoa, sendo encontrados em clareiras formadas em meio à vegetação densa presente nesta área; (2) outra agregação era encontrada na borda sul da lagoa (que apresentava menores profundidades e áreas parcialmente secas), ocupando predominantemente o segmento C da lagoa. Um terceiro agrupamento de machos foi encontrado na área central da lagoa, com profundidades médias correspondentes ao segmento C. Este coro apresentava menor densidade de machos, com maior espaçamento entre eles do que o encontrado nos outros dois agrupamentos. Todos os machos registrados em atividade de vocalização ocuparam áreas de vegetação esparsa e exposta, vocalizando sempre parcialmente imersos sobre a vegetação flutuante. Os dados relativos à ocupação de *B. paracnemis* estão representados nas Tabelas 8 e 9.

Os resultados das análises de variância para as espécies congênericas revelaram que existem diferenças significativas quanto à utilização espacial dos sítios de vocalização para algumas delas. As três espécies do gênero *Hyla* (*H. faber*, *H. minuta* e *H. rubicundula*) diferiram significativamente quanto às médias das variáveis altura, distância e profundidade específica ($F_{2,1006} = 19,2684$; $p < 0,0001$; $F_{2,1006} = 11,9308$; $p = 0,00001$ e $F_{2,1006} = 39,7229$; $p < 0,0001$, respectivamente), assumindo posições diferenciadas durante a emissão de vocalização: paralela ou perpendicular ao substrato ocupado, com exceção de *H. faber* que sempre assumiu postura perpendicular em relação ao sítio de vocalização enquanto empoleirada, porém todas estiveram sempre paralelas em relação à superfície da água. Da mesma forma, as três espécies de *Scinax* (*S. fuscovarius*, *S. fuscumarginatus* e *S. aff. eurydice*) também diferiram significativamente quanto às médias das variáveis altura, distância e profundidade específica ($F_{2,193} = 23,2694$; $p < 0,0001$; $F_{2,193} = 8,7956$; $p = 0,0002$ e $F_{2,193} = 103,8$; $p < 0,0001$, respectivamente), assumindo postura tanto paralela quanto perpendicular em relação ao substrato e postura paralela em relação à superfície da água, sendo que apenas *S. fuscovarius* apresentou atividade de vocalização no chão. Os machos de *P. civieri* e *P. centralis* vocalizaram sempre no chão, sendo que *P. civieri* ocupou áreas mais afastadas das margens da lagoa em relação a *P. centralis*. Não houve diferenças significativas entre as médias das variáveis altura, distância e profundidade específica para este par de espécies congênericas ($F_{3,409} = 0,13249$; $p = 0,9407$; $F_{3,409} = 0,1341$; $p = 0,9397$ e $F_{3,409} = 2,5743$; $p = 0,536$, respectivamente). As espécies de *Leptodactylus* não foram comparadas em virtude do pequeno número de machos de *L. ocellatus* registrados em atividade de vocalização ($n = 23$).

Agrupando as espécies presentes na lagoa de acordo com tamanhos similares, foi possível verificar um máximo de três espécies de tamanhos similares utilizando um mesmo tipo de microambiente, como *H. minuta*, *H. rubicundula* e *S. fuscumarginatus* que vocalizaram em folhas, galhos e ramos de vegetação herbácea e arbustiva, ainda que distintamente distribuídas ao longo da lagoa e com segregação vertical do espaço, além de ocuparem profundidades específicas diferentes, enquanto que *L. fuscus*, *P. centralis* e *P. civieri* utilizaram apenas o espaço horizontal como sítio de vocalização, ainda que os machos *L. fuscus* vocalizassem em áreas mais afastadas das margens, em áreas de charco ou apenas no chão úmido.

Machos de *S. fuscovarius* eram encontrados vocalizando no chão ou empoleirados, nas margens da lagoa, porém próximos da água, em meio a densos tufo de vegetação herbácea e arbustiva de alto porte. O mesmo é válido para a utilização do substrato capim como sítios de vocalização, quando se compara *H. minuta* e *S. fuscomarginata*. *Hyla faber* e *L. ocellatus* foram encontrados vocalizando parcialmente imersos no chão e *S. aff. eurydice* em vegetação flutuante, aquática, capim e folhas e ramos de vegetação herbácea e arbustiva. *H. faber* e *B. paracnemis* também foram observados vocalizando parcialmente imersos sobre vegetação flutuante. Mesmo que utilizando microambientes similares e reproduzindo na lagoa, *H. faber*, *L. ocellatus* e *B. paracnemis* diferiram pelas distâncias entre si e pelos locais onde foram registrados vocalizando, ou seja, formavam agregações reprodutivas em áreas distintas ao longo das margens alagadas da lagoa (*H. faber* e *L. ocellatus*) e nas áreas mais centrais da lagoa (*B. paracnemis*). Além disto, *H. faber* ainda apresentou atividade de vocalização parcialmente imersa sobre vegetação flutuante, com profundidades superiores às encontradas para *L. ocellatus*, e em troncos de vegetação arbustiva de alto porte. *Scinax aff. eurydice* e *H. faber* vocalizaram em vegetação flutuante, mas utilizaram profundidades específicas distintas. Os adultos de *B. paracnemis*, que apresentam os maiores comprimentos rostro-cloacais (CRC) dentre todas as espécies, vocalizaram parcialmente imersos sobre vegetação flutuante, em coros localizados em profundidades e porções distintas da lagoa. Mesmo quando comparado o mesmo tipo de microhabitat (parcialmente imersos na água) utilizado como sítio de vocalização pelas espécies com tamanhos similares reproduzindo na lagoa, o resultado encontrado foi a ocorrência de no máximo três espécies (*B. paracnemis*, *L. ocellatus* e *H. faber*) utilizando este mesmo substrato.

Para algumas espécies, como *H. minuta* e *H. rubicundula*, os sítios de vocalização, em alguns pontos da lagoa coincidiram em praticamente todas as suas características (tipo e densidade da vegetação, tipo de poleiro, tipo de cobertura, altura e distância da água e profundidade específica), ainda que em proporções diferentes. Ainda assim, no âmbito geral os resultados das análises de ocupação dos microhabitats demonstram que houve sobreposição parcial de nicho para estas duas espécies apenas durante o estágio E1 da lagoa (ver Tabela 10).

De forma geral, houve pouca sobreposição de nicho para a maioria das espécies que reproduziram na lagoa, sendo que os índices mais elevados foram aqueles obtidos para os pares de espécies com categorias de tamanho similares. *Bufo paracnemis* e *H. faber* apresentaram sobreposição parcial apenas quando comparados durante todo o período de estudo. *Hyla minuta* e *H. rubicundula* apresentaram sobreposição parcial apenas durante o estágio E1 da lagoa e *H. minuta* e *S. fuscomarginatus* apenas durante o estágio E4. Alto valor de sobreposição de nicho foi observado apenas entre as duas espécies do gênero *Physalaemus*, seja nas análises que consideraram todo o período de estudo ou somente naquelas que incluíram o estágio E4 da lagoa. Os resultados das análises dos valores de sobreposição para utilização destes recursos, a cada estágio da lagoa, também revelaram não haver sobreposição de nicho entre hilídeos (grandes e/ou pequenos) e leptodactilídeos e entre estes e *B. paracnemis*.

Todos os valores de sobreposição e largura do nicho, para todas as espécies que apresentaram atividade reprodutiva direta na lagoa, em cada estágio, estão representados na Tabela 10. Devido ao pequeno número de indivíduos registrados em atividade de vocalização, *S. fuscomarginatus* (n= 3) não foi considerada para as análises de sobreposição e largura de nicho realizadas no estágio E2 da lagoa. Da mesma forma, *H. faber* (n=1 e n=4) não foi considerada nas análises referentes aos estágios E3 e E4, respectivamente, assim como *L. ocellatus* (n= 4) no estágio E4. A espécie *P. fuscomaculatus* não foi submetida às análises de sobreposição e largura de nicho em virtude da insuficiência de dados.

Tabela 8: Disposição das espécies de hiledeos que apresentaram atividade reprodutiva direta, com base no tipo e densidade da vegetação, tipo de cobertura vegetal e poleiro utilizados, na lagoa temporária no Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG). O total de indivíduos (n) está representado entre parênteses.

Espécie	VEGETAÇÃO ESPARSA					VEGETAÇÃO DENSE				
	Parcialmente Imerso (V. flutuante / chão)	Aquática	Capim	Herbácea	Arbustiva	Parcialmente Imerso (V. flutuante / chão)	Aquática	Capim	Herbácea	Arbustiva
Hm (n=741)										
Encoberta (58,6)	-	(14,3%)	(7,8%)	Folha (2%)	Folha (1%)	-	(0,3%)	-	Folha (11%)	Folha (4,3%)
Exposta (41,4%)				Ramo (7%)	Galho (1%)				Galho (4%)	Galho (26%)
					Ramo (6%)				Ramo (9%)	Ramo (6,5%)
SFv (n=48)										
Encoberta (76,8%)	-	-	(14,3%)	-	-	-	-	-	Folha (33,9%)	Folha (17,9%)
Exposta (23,2%)									Galho (5,4%)	Galho (1,8%)
									Ramo (12,5%)	Ramo (14,3%)
SFv (n=102)										
Encoberta (90%)	-	-	-	-	-	Sobre V. flutuante (5%)	(15%)	Charco (40%)	Ramo (20%)	Galho (20%)
Exposta (10)										

(Hm) *H. minuta*, (SFv) *S. fuscovarius*, (Hr) *H. rubicundula*, (Hf) *H. faber*, (Se) *S. aff. eurydice*, (LO) *L. ocellatus*, (LF) *L. fuscus*, (BP) *B. paracnemis*, (PCE) *P. centralis*, (PCU) *P. cuvieri* e (PF) *P. fuscocomaculatus*.
(Continua)

Tabela 8 (continuação):

Espécie	VEGETAÇÃO ESPARSA						VEGETAÇÃO DENSE			
	Parcialmente Imerso	Aquática	Capim	Herbácea	Arbustiva	Parcialmente Imerso	Aquática	Capim	Herbácea	Arbustiva
Hr (n=711)										
Encoberta				Folha (17,3%)					Folha (39,3%)	Folha (0,7%)
(71,2%)				Ramo (9,5%)	Ramo (4,5%)				Ramo (15%)	Ramo (0,9%)
Exposta				Galho (0,2%)	Galho (0,2%)				Galho (10,2%)	Galho (1,8%)
(28,8%)										Tronco (0,2%)
Sc (=123)										
Exposta	V. flutuante (0,8%)	(0,8%)	(3,3%)						Folha (11,5%)	Folha (1,6%)
(8,2%)									Ramo (35,2%)	Ramo (46,7%)
Encoberta										
(91,8%)										
HF (n=185)										
Encoberta	V. flutuante (0,63%)								Ramo alto porte	Galho alto porte
(96,25%)	Chão (1,25%)								(1,88%)	(4,38%)
Exposta										Tronco (20%)
(3,75%)										

(Continua)

Tabela 8 (continuação):

Espécie	VEGETAÇÃO ESPARSA			VEGETAÇÃO DENSE		
	Chão (úmido) (úmido com veg. rasteira)	Chão (seco com veg. rasteira)	Parcialmente imerso sobre vegetação flutuante (100%)	Parcialmente imerso no chão (95%)	Chão	
BP (n=264) Exposta (100%)	-	-	-	-	-	-
LO (n=23) Encoberta (100%)	-	-	sobre vegetação flutuante (5%)	no chão (95%)	-	-
LF (n= 361) Exposta (41,5%) Encoberta (58,5%)	(2,72%) (22,45%) Charco (19,05%)	(1,36%)	(2,72%)	-	úmido (3,4%) Charco (25,85%)	
PCE (n= 477) Exposta (2,2%) Encoberta (97,8%)	(0,3%)	-	Toca alagada (0,68%)	Toca alagada (0,68%)	úmido c/ v. rasteira (21,09%)	
PCU (n= 129) Encoberta (100%)	-	Charco (1,2%)	Toca alagada (0,3%)	Toca alagada (4,3%)	úmido (0,3%) Charco (93,5%)	
PF (n= 2) Exposta (100%)	-	-	Toca alagada (100%)	Toca alagada (5,4%)	Charco (94,6%)	-

Tabela 9: Disposição das espécies que apresentaram atividade reprodutiva indireta, com base no tipo e densidade da vegetação, tipo de cobertura vegetal e poleiro utilizados na lagoa temporária no Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG). O total de indivíduos (n) está representado entre parênteses.

Espécie	VEGETAÇÃO ESPARSA							VEGETAÇÃO DENSA			
	Chão/V. flutuante	Aquática	Capim	Herbacea	Arbustiva	V. flutuante	Aquática	Capim	Herbacea	Arbustiva	Arbustiva
IHR (n=11) Encoberta (100%)	-	-	-	Folha (50%)	-	-	-	-	Folha (33,33%) Galho (16,7%)	-	-
IHM (n=2) Exposta (100%)	-	(50%)	-	Folha (50%)	-	-	-	-	-	-	-
JHM (n= 3) Encoberta (66,8%) Exposta (33,2%)	-	(66,67%)	-	-	-	-	-	-	Galho (33,33%)	-	-
ISFv (n=127) Encoberta (79,37%) Exposta (20,63%)	Bambuzal (15,87%) V. flutuante (4,76%) Chão úmido (0,79%) Chão parcialmente imerso (079%)	-	-	-	Ramo (0,81%)	-	(24,6%)	(1,59%)	Folha (30,95%) Galho (3,17%) Ramo (7,14%)	Folha (0,79%) Galho (0,79%) Ramo (8,73%)	-

(IHR) e (JHM) imago e jovem de *H. minula*, respectivamente; (IHR) imago de *H. rubicundula*; (ISFv) imago de *Scinax fuscovarius*; (ISFv) jovem de *S. fuscovarius*; (JHf) jovem de *H. faber*; (ILO) imago de *L. ocellatus* e (JLf) jovem *L. fuscus*; (JLo) e (SLo) jovem e sub-adulto de *L. ocellatus*, respectivamente; (JBp) e (SBp) jovem e sub-adulto de *B. paracnemis*, respectivamente.

Continua

Tabela 9 (continuação):

Espécie	VEGETAÇÃO ESPARSA					VEGETAÇÃO DENSE		
	Chão	Aquática	Parcialmente imerso	Sobre V. flutuante	Chão	Parcialmente imerso	Sobre V. flutuante	
JLo (n=472)								
Encoberta	seco com v. rasteira (17,7%)	(0,9%)	chão (10,8%)	(1,1%)	úmido (0,6%)	chão (0,6%)	(0,2%)	
(7,76%)	bambuzal (1,5%)							
Exposta	chão úmido (50,6%)		Toca alagada (10,3%)					
(92,2%)								
SLo (n=60)								
Encoberta	úmido com v. rasteira (17,2%)		chão (31,3%)	(15,6%)	chão (7,8%)			
(23,44%)	seco com v. rasteira (3,1)							
Exposta								
(76,56%)								
JBp (n=25)								
Exposta	seco com v. rasteira (73,7%)		chão (2,6%)					
(100%)	solo nu (23,7%)							
SBp (n= 4)								
Encoberta	seco com v. rasteira (50%)		chão (20%)		úmido (10%)			
(10%)	úmido (20%)							
Exposta								
(90%)								

Tabela 10: Valores de sobreposição e largura de nicho para a utilização dos recursos de microhabitat, pelas espécies que apresentaram atividade reprodutiva direta durante o período de estudo.

SOBREPOSIÇÃO DE NICHOS											
BP	HF	HM	HR	SE	SF c	SFv	LO	LF	PCE	PCU	
BP	-	0,5938	0	0	0	0	0	0	0	0	
HF	-	0	0,0005	0	0	0	0,1366	0	0	0	
HM	-	-	0,1226	0,1305	0,107	0,2841	0	0	0	0	
HR	-	-	-	0,176	0,2368	0,0535	0	0	0	0	
SE	-	-	-	-	0,1547	0,0721	0	0	0	0	
SF c	-	-	-	-	-	0,0286	0	0	0	0	
SFv	-	-	-	-	-	-	0,0025	0,1799	0,3789	0	
LO	-	-	-	-	-	-	-	0,0259	0	0	
LF	-	-	-	-	-	-	-	-	0,4257	0,4288	
PCE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,9066	
PCU	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
LARGURA DE NICHOS											
<i>B. paracnemis</i>		(0,277)	<i>H. faber</i>					(0,3906)			
<i>H. minuta</i>		(0,0586)	<i>H. rubicundula</i>					(0,0517)			
<i>S. aff. eurydice</i>		(0,6719)	<i>S. fuscocomarginatus</i>		(3,1888)	<i>S. fuscovarius</i>					(25,0)
<i>L. ocellatus</i>		(25,0)	<i>L. fuscus</i>					(0,4628)			
<i>P. centralis</i>		(0,0964)	<i>P. cuvieri</i>					(0,8116)			

(BP) = *B. paracnemis*; (HF) = *H. faber*; (HM) = *H. minuta*; (HR) = *H. rubicundula*; (SE) = *S. aff. eurydice*; (SFc) = *S. fuscocomarginatus*; (SFv) *S. fuscovarius*; (LO) = *L. ocellatus*; (LF) = *L. fuscus*; (PCE) = *P. centralis*; (PCU) = *P. cuvieri*.

Tabela 11; Valores de sobreposição de nicho para a utilização dos recursos de microhabitat, pelas espécies que apresentaram atividade reprodutiva direta nos estádios E1, E2, E3 e E4 da lagoa. Os valores de largura de nicho estão representados entre parênteses.

E1	H. faber	H. minuta	H. rubicundula	S. aff. Eurydice	S. fuscocomarginatus	L. ocellatus
H. faber (0,7695)	-	0,063	0,006	0,084	0	0,231
H. minuta (0,3052)	-	-	0,500	0,171	0,432	0
H. ocellatus (0,1626)	-	-	-	0,387	0,274	0
S. aff. eurydice (0,7062)	-	-	-	-	0,122	0
S. fuscocomarginatus (5,4083)	-	-	-	-	-	0
L. ocellatus (44,44)	-	-	-	-	-	-
E2	H. faber	H. minuta				H. rubicundula
H. faber (6,25)	-	0,014				0,009
H. minuta (0,1975)	-	-				0,209
H. rubicundula (69,44)	-	-				-
E3	B. paracnemis		H. minuta		L. fuscus	
B. paracnemis (1,452)	-		0		0	
H. minuta (44,44)	-		-		0	
L. fuscus (2,5195)	-		-		-	

Continua

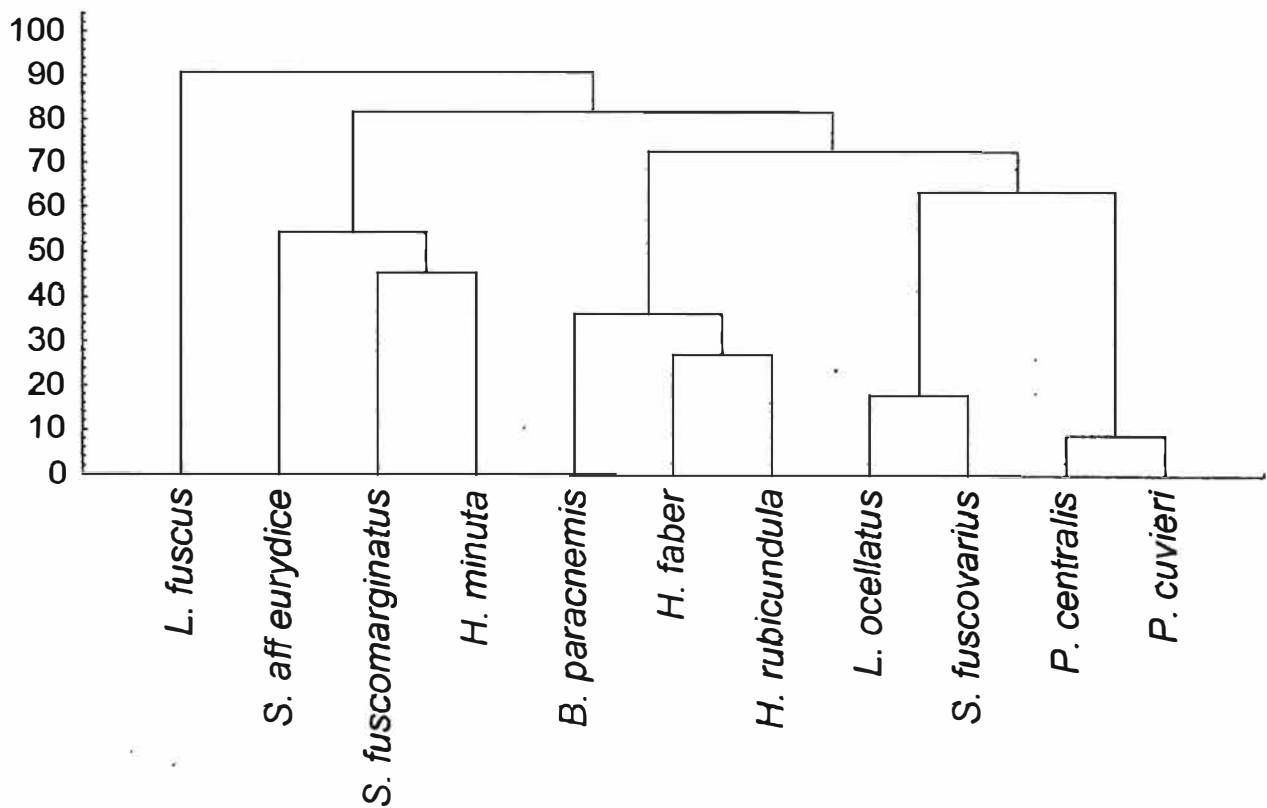
(BP) = B. paracnemis; (HF) = H. faber; (HM) = H. minuta; (HR) = H. rubicundula; (SE) = S. aff. eurydice; (SFc) = S. fuscocomarginatus; (SFv) = S. fuscovarius; (LO) = L. ocellatus; (LF) = L. fuscus; (PCE)= P. centralis; (PCU)= P. cuvieri.

Tabela 1.1 (continuação):

E4	BP	HM	HR	SFc	SFv	LF	PCE	PCU
BP (1,731)	-	0	0	0	0	0	0	0
HM (27,071)	-	-	0,2685	5,4697	0,2106	0	0	0
HR (0,319)	-	-	-	0,3284	0,2754	0	0	0
SFc (20,661)	-	-	-	-	0,0568	0,2369	0,3861	0,3911
SFv (156,25)	-	-	-	-	-	0	0	0
LF (4,527)	-	-	-	-	-	-	0,0005	0,3884
PCE (0,099)	-	-	-	-	-	-	-	0,9041
PCU (0,77)	-	-	-	-	-	-	-	-

Os resultados da análise de agrupamento (Figura 24) para os quatro fatores ecológicos (altura e distância da água, profundidade específica e largura de nicho) revelaram que tanto a distribuição espacial quanto a seleção de microhabitats estão influenciando na segregação da utilização dos recursos pela comunidade, contribuindo para evitar as relações interespecíficas. Com exceção de *P. cuvieri* e *P. centralis*, é possível observar que as espécies mais aparentadas entre si e de tamanhos similares estão mais afastadas, como é possível notar para as três espécies do gênero *Scinax* e também para *H. minuta* e *H. rubicundula*, que aparecem cada qual em grupos distintos. As duas espécies de *Leptodactylus* (espécies congênericas) também apareceram em grupos distintos. Os hilídeos grandes (*S. aff. eurydice* e *H. faber*) também encontram-se em grupos completamente distintos e afastados. *Bufo paracnemis*, única espécie de bufonídeo registrada na lagoa, aparece em grupo mais próximo a *H. faber*. Para *P. centralis* e *P. cuvieri*, a distribuição espacial e a seleção de microhabitats parecem exercer apenas função secundária no isolamento reprodutivo destas espécies.

Figura 24: Análise de agrupamento pelo método de UPGMA e Distância Euclidiana baseada em quatro fatores ecológicos associados aos parâmetros acústicos.



4.3.3 – Fatores Abióticos x Microhabitats Específicos

4.3.3.1 – Análises das correlações para as espécies da comunidade, sem discriminação da atividade de vocalização.

Hyla rubicundula apresentou correlações significativas entre: (1) Temperatura do ar e temperatura mínima da água e tipo de cobertura ($r_p = 0,5878$; $p = 0,044$ e $r_p = 0,6035$; $p = 0,038$; $n = 12$, respectivamente), indicando que os indivíduos eram encontrados mais expostos nas noites mais quentes; (2) temperatura da água e altura ($r_p = 0,9204$; $p = 0,027$; $n = 5$), indicando que quanto maior a temperatura da água, maior a altura dos indivíduos no poleiro; (3) temperatura mínima do ar e total de indivíduos ($r_p = 0,8047$; $p = 0,002$; $n = 12$), indicando que a densidade de indivíduos foi menor nas noites mais frias. As demais correlações não foram significativas.

Hyla minuta apresentou correlações significativas entre: (1) profundidade média da lagoa e tipo de cobertura ($r_p = 0,8994$; $p < 0,01$, $n = 12$), profundidade específica ($r_p = 0,9450$; $p < 0,001$; $n = 12$) ou total de indivíduos ($r_p = 0,7385$; $p = 0,006$; $n = 12$), indicando que os indivíduos ficavam mais encobertos, ocupavam os segmentos de maior profundidade na lagoa e apresentaram maior abundância na estação chuvosa (período em que a lagoa apresentou maiores profundidades); (2) tipo de cobertura e altura em relação à água ($r_p = -0,5885$; $p = 0,044$; $n = 12$) ou profundidade específica ($r_p = 0,8675$; $p < 0,001$; $n = 12$), indicando que os indivíduos tendem a ficar menos encobertos quando ocupam poleiros mais altos e segmentos de menor profundidade da lagoa. As demais correlações não foram significativas.

Hyla faber apresentou correlações positivas e significativas entre: (1) temperatura do ar e total de indivíduos ($r_p = 0,6137$; $p = 0,034$; $n = 12$) ou tipo de cobertura ($r_p = 0,6056$; $p = 0,037$; $n = 12$), indicando que nas noites mais quentes os indivíduos encontravam-se mais encobertos e eram mais abundantes; (2) profundidade média da lagoa e altura em relação à água ($r_p = 0,8768$; $p = 0,004$; $n = 12$), tipo de cobertura ($r_p = 0,8914$; $p < 0,001$; $n = 12$) e total de indivíduos ($r_p = 0,8871$; $p < 0,001$; $n = 12$), indicando que os indivíduos utilizavam poleiros mais altos, ficavam mais encobertos e eram mais abundantes na estação chuvosa; (3) altura em relação à água e tipo de cobertura ($r_p = 0,931$; $p = 0,001$; $n = 8$) ou total de indivíduos ($r_p = 0,9239$; $p = 0,001$; $n = 8$), indicando que os indivíduos encontrados empoleirados eram mais abundantes e ficavam mais encobertos quando ocupavam poleiros mais altos em relação à água.

As demais correlações não foram significativas.

Scinax fuscomarginatus apresentou correlações significativas entre: (1) temperatura média do ar e temperatura máxima da água e total de indivíduos ($r_p = 0,6874$; $p = 0,013$; $n=12$ e $r_p = 0,7277$; $p = 0,007$; $n=12$, respectivamente), indicando que a abundância de indivíduos foi maior nas noites mais quentes; (2) profundidade média da lagoa e tipo de cobertura ($r_p = 0,7264$; $p = 0,011$; $n=11$), indicando que os indivíduos tendem a ficar mais encobertos na estação chuvosa (período em que a lagoa apresentou maiores profundidades); (3) profundidade específica e tipo de cobertura ($r_p = -0,9914$; $p = 0,009$; $n=4$), indicando que os indivíduos tendem a ficar mais expostos quando a profundidade específica é menor. As demais correlações não foram significativas.

Leptodactylus ocellatus apresentou correlações significativas entre: (1) temperatura do ar e altura ($r_p = -0,9692$; $p = 0,031$; $n=4$) ou tipo de cobertura ($r_p = 0,6207$; $p = 0,042$; $n=11$), indicando que nas noites mais quentes os indivíduos tendem a ficar mais próximos da água e mais encobertos. As demais correlações não foram significativas.

Leptodactylus fuscus apresentou correlações significativas entre: (1) temperatura do ar e da água e distância em relação à água ($r_p = 0,9691$; $p = 0,031$ e $r_p = 0,9813$; $p = 0,019$; $n=4$, respectivamente), indicando que nas noites mais frias os indivíduos tendem a ficar mais próximos da água; (2) temperaturas máximas do ar e da água e total de indivíduos ($r_p = 0,6065$; $p = 0,037$ e $r_p = 0,7232$; $p = 0,008$; $n=12$, respectivamente), indicando que os indivíduos eram mais abundantes nas noites mais quentes; (3) profundidade mínima da lagoa e total de indivíduos ($r_p = -0,6309$; $p = 0,028$; $n=12$), indicando que a densidade de indivíduos foi maior no início da estação chuvosa (quando a lagoa apresentou menor profundidade). As demais correlações não foram significativas.

Physalaemus centralis só apresentou correlação positiva e significativa entre temperatura máxima da água e tipo de cobertura ($r_p = 0,6028$; $p = 0,038$; $n=12$), indicando que nas noites com temperatura da água mais elevada os indivíduos eram encontrados mais expostos.

Physalaemus cuvieri também só apresentou correlação positiva e significativa entre temperatura máxima da água e tipo de cobertura ($r_p = 0,6018$; $p = 0,038$; $n=12$) ou total de indivíduos ($r_p = 0,577$; $p = 0,005$; $n=12$), indicando que os indivíduos eram mais abundantes e ficavam mais expostos nas noites que apresentaram temperatura da água mais elevada.

Bufo paracnemis apresentou correlação significativa entre: (1) profundidade média da lagoa e distância da água ($r_p = 0,7707$; $p = 0,043$; $n = 7$) ou tipo de cobertura ($r_p = -0,6419$; $p = 0,033$; $n = 11$), indicando que os indivíduos tendem a ficar mais distantes e menos expostos durante a estação chuvosa (período em que a lagoa esteve mais cheia); (2) profundidade específica e tipo de cobertura ($r_p = 0,8913$; $p = 0,007$; $n = 7$) ou total de indivíduos ($r_p = 0,8744$; $p = 0,01$; $n = 7$), indicando que os indivíduos eram mais abundantes e tendem a ficar mais expostos quando a profundidade específica era maior. As demais correlações não foram significativas.

Scinax aff. eurydice e *S. fuscovarius* não apresentaram correlações significativas.

Physalaemus fuscumaculatus não foi submetida a este tipo de análise em virtude da insuficiência de dados.

4.3.3.2. – Análise das correlações para machos com atividade de vocalização:

A atividade de vocalização de *H. rubicundula* foi negativamente correlacionada com a altura dos indivíduos em relação à água ($r_p = -0,9589$; $p = 0,01$; $n = 5$), indicando que os indivíduos vocalizaram em poleiros mais baixos, e foi positivamente correlacionada com a temperatura mínima do ar ($r_p = 0,8016$; $p = 0,002$; $n = 12$) e com o tipo de cobertura ($r_p = 0,8841$; $p < 0,001$; $n = 12$), indicando que os machos vocalizaram mais expostos e nas noites com temperatura mínima do ar mais elevada. As demais correlações não foram significativas.

A atividade de vocalização de *H. minuta* foi positivamente correlacionada com a profundidade média da lagoa ($r_p = 0,7388$; $p = 0,006$; $n = 12$), profundidade específica ($r_p = 0,5915$; $p = 0,043$; $n = 12$), ou tipo de cobertura ($r_p = 0,7007$; $p = 0,011$; $n = 11$), indicando que maior número de machos vocalizaram encobertos, durante a estação chuvosa e ocupando os segmentos mais profundos da lagoa.

A correlação positiva com a profundidade da lagoa indicou que o período onde houve maior concentração de indivíduos ativos foi no estado E1 da lagoa, de maior profundidade. As demais correlações não foram significativas.

A atividade de vocalização de *H. faber* foi positiva e significativamente correlacionada com a temperatura média do ar ($r_p = 0,6291$; $p = 0,028$; $n = 12$), profundidade média da lagoa ($r_p = 0,8767$; $p < 0,001$; $n = 12$), altura em relação à água ($r_p = 0,9232$; $p = 0,001$; $n = 8$) e tipo de cobertura ($r_p = 0,9995$; $p < 0,001$; $n = 12$), indicando que os machos apresentavam maior atividade de vocalização em noites mais quentes e de maior profundidade (estádio E1 da lagoa) e, geralmente, aqueles que vocalizavam empoleirados utilizavam poleiros mais altos e ficavam mais encobertos. As demais correlações não foram significativas.

A atividade de vocalização de *S. fuscomarginatus* foi positiva e significativamente correlacionada com temperatura ($r_p = 0,6874$; $p = 0,013$; $n = 12$), temperatura máxima da água ($r_p = 0,7277$; $p = 0,007$; $n = 12$) e tipo de cobertura ($r_p = 0,7926$; $p = 0,004$; $n = 11$), indicando que os machos apresentam maior atividade de vocalização nas noites mais quentes e tendem a vocalizar mais expostos. As demais correlações não foram significativas.

A atividade de vocalização de *L. ocellatus* apresentou correlação positiva e significativa com a temperatura mínima do ar ($r_p = 0,6373$; $p = 0,026$; $n = 12$) e tipo de cobertura ($r_p = 0,9739$; $p < 0,001$; $n = 11$), indicando que os machos tendem a vocalizar mais encobertos e durante as noites que apresentam temperatura mínima do ar mais elevada (estádio E1 da lagoa). As demais correlações não foram significativas.

A atividade de vocalização de *L. fuscus* foi correlacionada positivamente com as temperaturas máximas do ar e da água ($r_p = 0,6062$; $p = 0,037$ e $r_p = 0,7223$; $p = 0,008$; $n = 12$, respectivamente) e negativamente com a profundidade mínima da lagoa ($r_p = -0,6286$; $p = 0,029$; $n = 12$), indicando que a atividade de vocalização foi maior nas noites mais quentes e no início da estação chuvosa, quando a lagoa esteve mais vazia (estádio E3 e início do E4). As demais correlações não foram significativas.

A atividade de vocalização de *P. centralis* só foi positiva e significativamente correlacionada com o tipo de cobertura ($r_p = 0,9999$; $p < 0,001$; $n = 12$), indicando que os machos vocalizam mais encobertos. As demais correlações não foram significativas.

A atividade de vocalização de *P. civieri* foi correlacionada positivamente com a temperatura máxima do ar ($r_p = 0,577$; $p = 0,05$; $n = 12$) e tipo de cobertura ($r_p = 1,0$; $p < 0,001$; $n = 12$), indicando que os machos tendem a vocalizar mais encobertos e a atividade de vocalização foi maior durante as noites mais quentes (estádios E3 e estado E4). As demais correlações não foram significativas.

A atividade de vocalização de *B. paracnemis* foi negativamente correlacionada com a profundidade média da lagoa ($r_p = -0,6077$; $p = 0,036$; $n = 12$) e positivamente correlacionada com o tipo de cobertura ($r_p = -0,9995$; $p < 0,001$; $n = 12$), indicando que os machos tendem a vocalizar mais expostos e a atividade de vocalização foi maior durante o final da estação seca e início da estação chuvosa (estádio E3), quando a lagoa apresentou menores profundidades.

Scinax aff. *eurydice* e *S. fuscovarius* não apresentaram correlações significativas.

Physalaemus fuscomaculatus não foi submetida a este tipo de análise em virtude da insuficiência de dados e por não terem sido registrados machos em atividade de vocalização durante o período de estudo.

4.4 - Distribuição Sazonal

4.4.1- Temporada de Atividade Reprodutiva

Das 12 espécies registradas durante o período de estudo, 11 estiveram associadas à reprodução (direta e/ou indireta) na lagoa. A temporada reprodutiva direta e indireta destas espécies (considerado como indícios de atividade reprodutiva direta: atividade de vocalização, casais em amplexo, fêmeas ovuladas e girinos e como indício de atividade reprodutiva indireta: imagos, jovens e sub-adultos) está representada na Tabela 12. O período reprodutivo, com indícios diretos de cada espécie, está representado na Figura 25.

A análise da temporada reprodutiva mostrou a sucessão de anuros ao longo do ano.

A atividade reprodutiva dos hilídeos coincidiu com a estação chuvosa, tendo início no estágio E4, logo que a lagoa começou a encher e se estendeu, de forma sucessiva para algumas espécies e continua para outras, durante todo o período de estudo. *H. rubicundula*, *S. fuscomarginatus* e *S. aff. eurydice* apresentaram atividade de vocalização de janeiro a março (estádio E1) e, as duas primeiras, também estiveram ativas em novembro e dezembro de 2002; porém, a reprodução propriamente dita só ocorreu neste último período (estádio E4 da lagoa), quando foram registrados girinos, desovas e fêmeas ovuladas para estas espécies, com exceção de *S. aff. eurydice*, para qual foram registrados apenas machos em atividade de vocalização. A atividade reprodutiva de *S. fuscovarius* teve início em novembro, onde, juntamente com o início da atividade de vocalização, foram também observados indícios reprodutivos diretos, como fêmeas ovuladas e girinos.

Para *H. faber* só foram registrados, como indícios reprodutivos diretos, machos em atividade de vocalização, que não foram encontrados somente durante os meses de junho e julho. Por outro lado, os machos de *H. minuta* vocalizaram durante todo o período de estudo, ainda que em densidades maiores durante a estação chuvosa, sendo que indícios reprodutivos, como fêmeas ovuladas e girinos, só foram registrados no estágio E4 da lagoa. A densidade média e o número médio de espécies de hilídeos presentes ao longo dos estádios da lagoa estão representado na Figura 26.

A temporada reprodutiva dos leptodactilídeos foi diferente para as espécies desta família. Pequeno número de machos de *L. ocellanus* apresentou atividade de vocalização apenas durante os dois primeiros meses do ano de estudo e em novembro e dezembro foi observado, além da atividade de vocalização, indícios reprodutivos, como presença de girinos, demonstrando que o início do período reprodutivo desta espécie esteve intimamente relacionado ao início da estação chuvosa. Imagos também foram registrados somente durante janeiro e fevereiro de 2002, porém jovens e sub-adultos foram encontrados ativos durante quase todo o período de estudo, sendo que fêmeas ovuladas só foram encontradas em novembro. Em pleno contraste, machos de *L. fuscus* iniciaram sua atividade de vocalização no final da estação seca, no final da segunda quinzena de setembro (estádio E3 da lagoa), e fêmeas ovuladas, desovas e girinos foram registrados durante o estágio E4 da lagoa, que teve início nos primeiros dias do mês de novembro. *Physalaemus centralis* e *P. cuvieri* entraram em atividade de vocalização logo no começo do mês de novembro, caracterizado pelo estágio E4, durante a estação chuvosa. A atividade reprodutiva destas duas espécies esteve intimamente associada ao início das chuvas, uma vez que fêmeas ovuladas, casais em amplexo, desovas e girinos foram observados logo após o início da atividade de vocalização dos machos e das primeiras chuvas. *Physalaemus fuscomaculatus* não apresentou atividade reprodutiva (direta ou indireta) durante o período de estudo. Os únicos indivíduos ativos encontrados não estavam em atividade de vocalização e foram registrados no estágio E4 da lagoa. A densidade média e o número médio de espécies de leptodactilídeos presentes ao longo dos estádios da lagoa (Figura 26) demonstram estas agregações reprodutivas.

Com exceção de *H. minuta* e *H. faber*, que apresentaram atividade de vocalização durante todos os estádios da lagoa, *B. paracnemis* foi a espécie pioneira na sua colonização, iniciando suas atividades durante a estação seca, período de menor riqueza e diversidade de espécies, formando grandes coros de machos.

Também foi a primeira espécie para a qual foi registrada a presença de desovas na lagoa, cujos girinos eclodiram em grandes agregações no final da primeira quinzena de outubro (estádio E3 da lagoa). Jovens e sub-adultos desta espécie também foram registrados durante todos os estádios da lagoa. A densidade média de indivíduos de *B. paracnemis* está representada na Figura 26.

As Figuras 27 e 28 mostram a variação no número de espécies e densidade média de indivíduos em atividade reprodutiva direta na lagoa, respectivamente, com relação à profundidade da lagoa e as Figuras 29 e 30 mostram a relação, também respectivamente, com as temperaturas do ar e da água, de acordo com os estádios da lagoa.

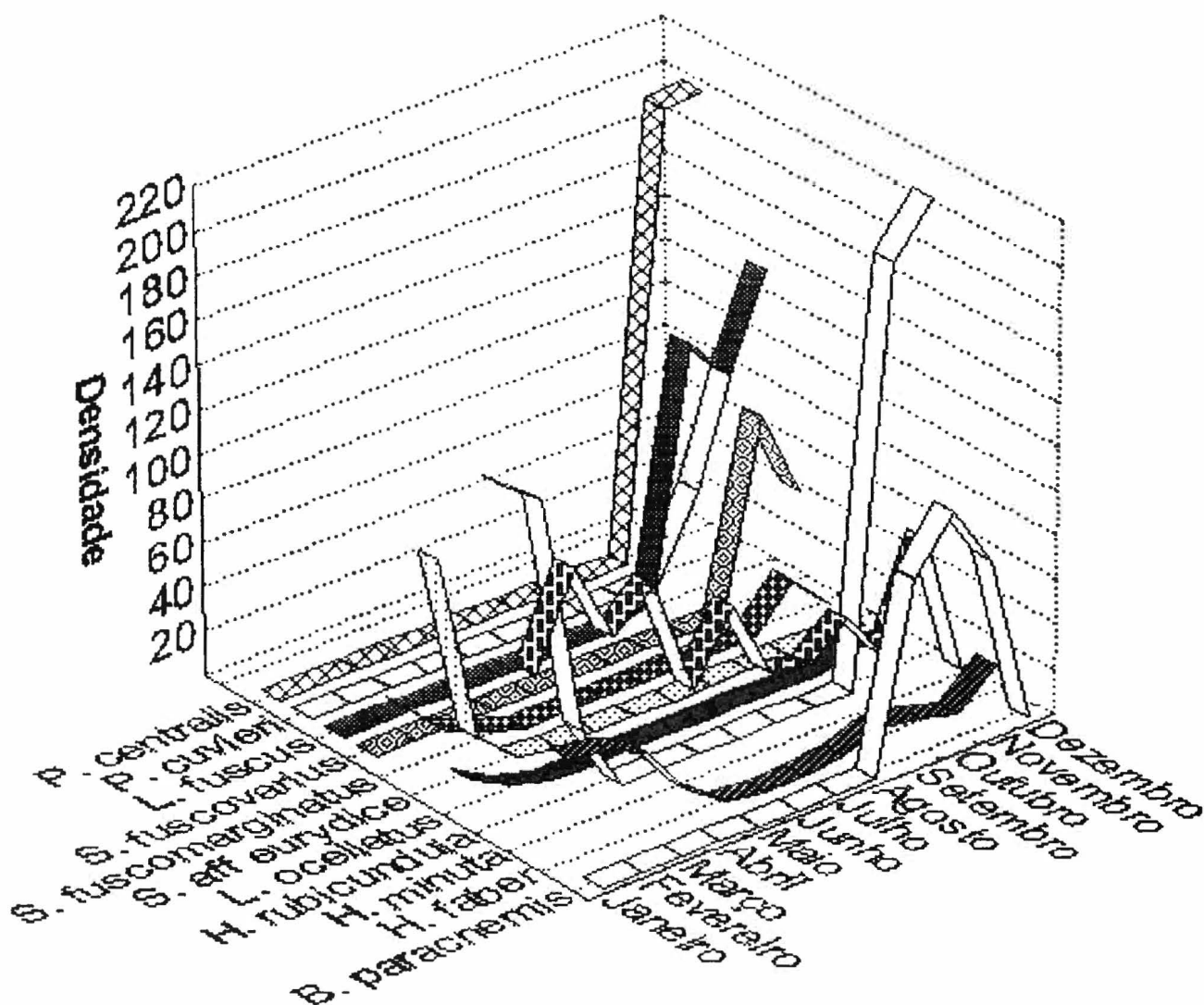


Figura 25: Temporada de atividade reprodutiva direta das espécies de anuros registradas na lagoa temporária, Lapinha, Lagoa Santa (MG), durante o período de estudo.

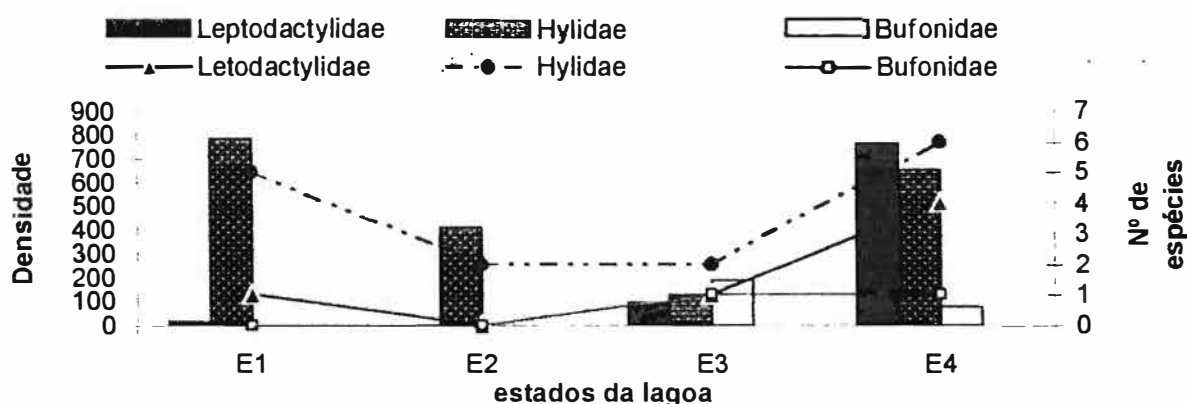


Figura 26: Densidade média de indivíduos (barras) e número médio de espécies (linhas) para as três famílias que apresentaram atividade reprodutiva direta ao longo dos estágios da lagoa (E1 - cheia; E2 - esvaziando; E3 - parcialmente vazia; E4 - enchendo).

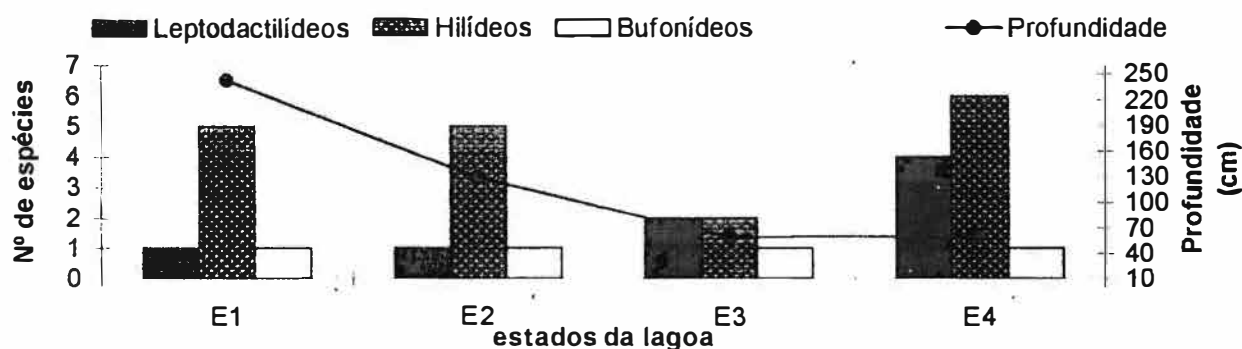


Figura 27: Número de espécies (barras) das três famílias que apresentaram atividade reprodutiva direta ao longo dos estágios da lagoa (E1 - cheia; E2 - esvaziando; E3 - parcialmente vazia; E4 - enchendo) e profundidade (linha) média da lagoa (cm).

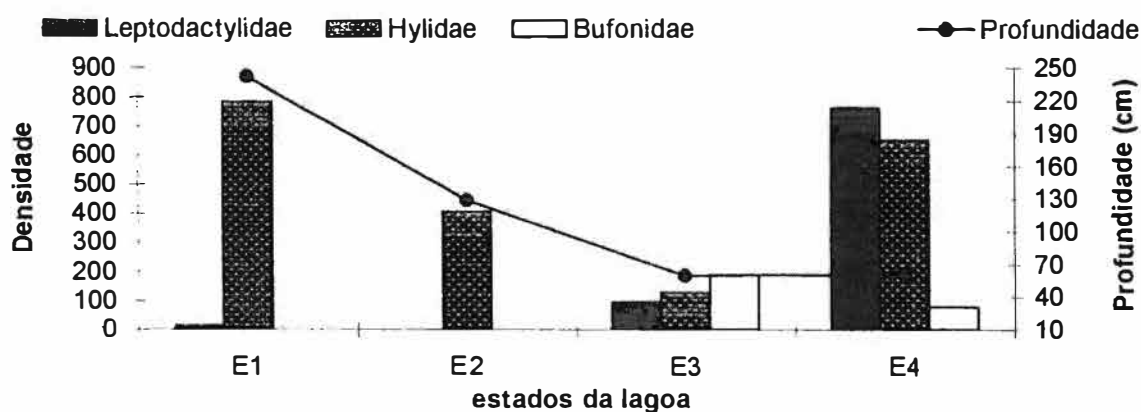


Figura 28: Densidade média de indivíduos (barras) das três famílias que apresentaram atividade reprodutiva direta ao longo dos estágios da lagoa (E1 - cheia; E2 - esvaziando; E3 - parcialmente vazia; E4 - enchendo) e profundidade (linha) média da lagoa (cm).

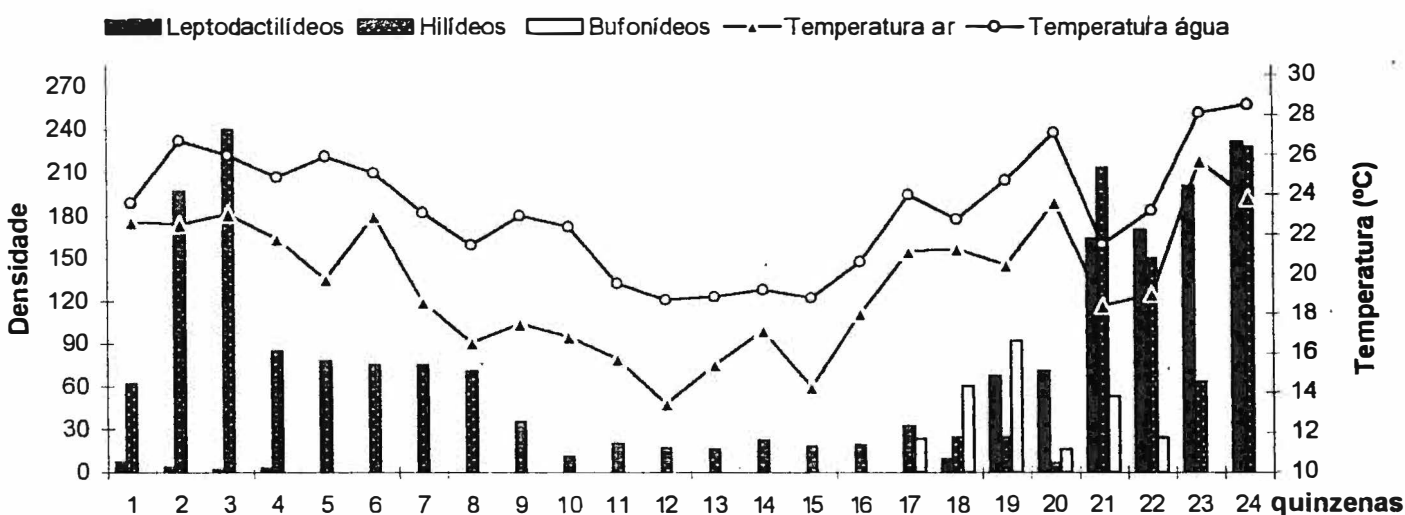


Figura 29: Densidade média de indivíduos (barras) das três famílias que apresentaram atividade reprodutiva direta ao longo dos estádios da lagoa (E1 - cheia; E2 - vazia; E3 - parcialmente vazia; E4 - enchendo) e temperaturas (linhas) médias do ar e da água (°C), durante o período de estudo.

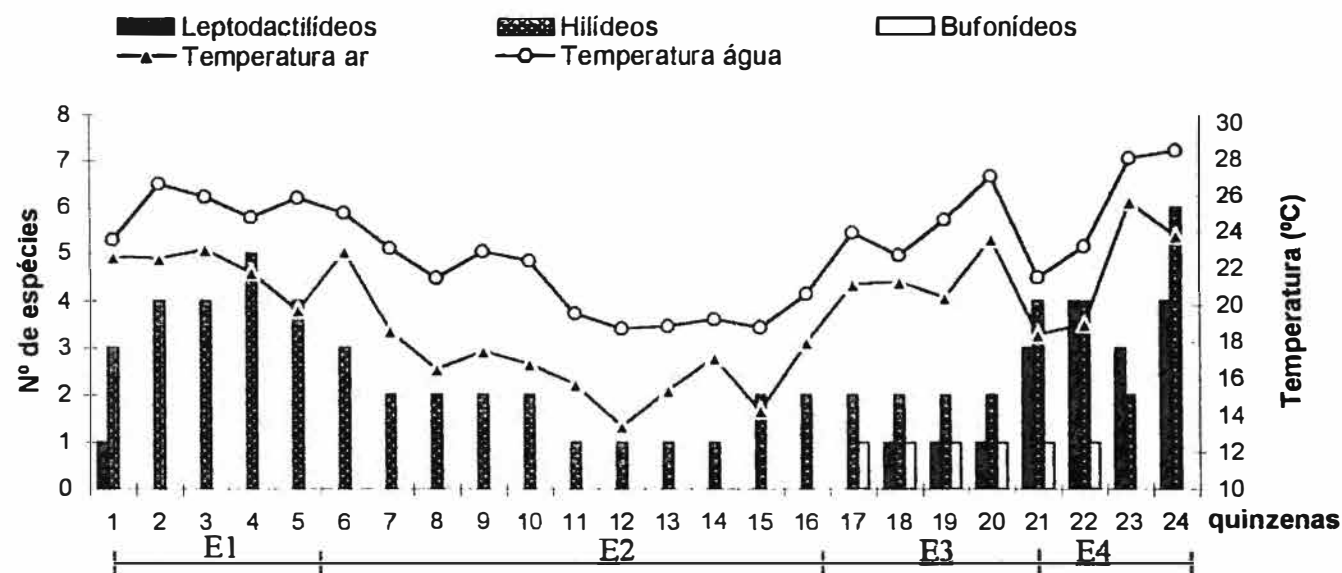


Figura 30: Número de espécies (barras) das três famílias que apresentaram atividade reprodutiva direta ao longo dos estádios da lagoa (E1 - cheia; E2 - vazia; E3 - parcialmente vazia; E4 - enchendo) e temperaturas (linhas) médias do ar e da água (°C), durante o período de estudo.

Quanto ao padrão temporal de reprodução (veja WELLS, 1977), as espécies foram divididas em espécies de reprodução explosiva e prolongada (Tabela 13). Foram consideradas espécies de reprodução explosiva aquelas que se reproduziram apenas durante um curto período de tempo e de reprodução prolongada, aquelas que apresentaram período reprodutivo longo, se estendo durante meses do ano ou cujos machos estiveram em atividade de vocalização durante alguns ou vários meses e a reprodução propriamente dita só veio a ocorrer em outro período.

Dos hilídeos que efetivamente apresentaram indícios de reprodução na lagoa durante o período de estudo, com exceção de *S. fuscovarius*, todos foram considerados de reprodução prolongada, durante a época de cheia, sendo que apenas *H. minuta* e *H. faber* também estiveram ativas durante os estádios E2 e E3 da lagoa. *Scinax fuscovarius* apresentou reprodução do tipo explosiva, logo após as primeiras chuvas durante o estágio E4. Já os leptodactílídeos apresentaram reprodução tanto do tipo prolongada (*L. ocellatus*) quanto explosiva (*L. fuscus*, *P. centralis* e *P. cuvieri*), sendo que os machos da primeira espécie apresentaram atividade de vocalização no estágio E1 da lagoa, mas só voltaram a vocalizar e iniciaram a reprodução durante o estágio E4. Para as espécies de reprodução explosiva, *L. fuscus* iniciou a atividade de vocalização no estágio E3 da lagoa e entrou em atividade reprodutiva no início do estágio E4, enquanto que as duas espécies do gênero *Physalaemus* apresentaram atividade de vocalização e indícios reprodutivos apenas durante o estágio E4. *Bufo paracnemis* esteve em atividade apenas durante alguns dias dos estádios E3 e E4 da lagoa, sendo que a reprodução propriamente dita foi registrada apenas durante o estágio E3, embora alguns machos continuassem a vocalizar alternadamente entre uma amostragem e outra durante o estágio E4. A Figura 31 demonstra o período de atividade de vocalização e a época reprodutiva para as espécies da comunidade estudada.

Tabela 12: Atividade reprodutiva, direta e indireta, de espécies constantes, acessórias e acidentais, durante o período de estudo.

Espécie	Data	2002											
		Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez
<i>B. paracnemis</i>		○ □	○ □	○ □ ◆	◆	-	□ ◆	-	○ □ ◆	□ ● ◆	● ○ □ ◆ Δ ♀ * #	● ○ □	□
<i>L. ocellatus</i>		○ ● □ ▼	○ ● □	○ □ ◆	□ ◆	□ ◆	□ ◆	□ ●	-	-	□ ◆	♀ □ ● # Δ	□ ● Δ
<i>H. minuta</i>		●	●	● □	● ▼	●	●	●	●	●	●	● Δ ♀ *	● Δ
<i>H. rubicundula</i>		● ▼	●	●	-	-	-	-	-	-	-	● Δ	● Δ # ▼ □ *
<i>H. faber</i>		●	●	●	●	●	-	-	● □	● □	●	-	●
<i>S. fuscomarginatus</i>		●	●	●	-	-	-	-	-	-	-	●	● ♀ Δ
<i>S. aff. eurydice</i>		●	●	●	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. fuscovarius</i>		Δ □ ▼	□ ▼	□ ▼	-	-	-	-	-	-	-	● ♀	● Δ ▼
<i>L. fuscus</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	●	●	● # Δ ♀	● Δ □
<i>P. centralis</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-	●	● # Δ ♀	● # Δ ♀ *
<i>P. cuvieri</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-	●	●	● Δ # ♀

♀ - ocorrência de fêmea ovulada; * - ocorrência de casais em amplexo; □ - ocorrência de jovens; ◆ - ocorrência de sub-adultos; ● - ocorrência com vocalização; ◻ - ocorrência sem vocalização; Δ - ocorrência de girinos; ▼ - ocorrência de imagos; # desova.

Tabela 13: Padrões de atividade reprodutiva direta das espécies presentes na lagoa temporária do distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG). Foi considerada estação chuvosa os meses de janeiro a março e novembro e dezembro de 2002, e estação seca os meses de abril a final de outubro de 2002. O asterisco indica as espécies que apresentaram atividade de vocalização em ambas as estações.

EXPLOSIVA		PROLONGADA	
Estação chuvosa	Estação seca	Estação chuvosa	Estação seca
<i>L. fuscus</i>	<i>B. paracnemis</i>	<i>H. minuta</i> *	
		<i>H. faber</i> *	
		<i>H. rubicundula</i>	
		<i>S. fuscomarginatus</i>	
		<i>L. ocellatus</i>	
<i>S. fuscovarius</i>			
<i>P. centralis</i>			
<i>P. cuvieri</i>			

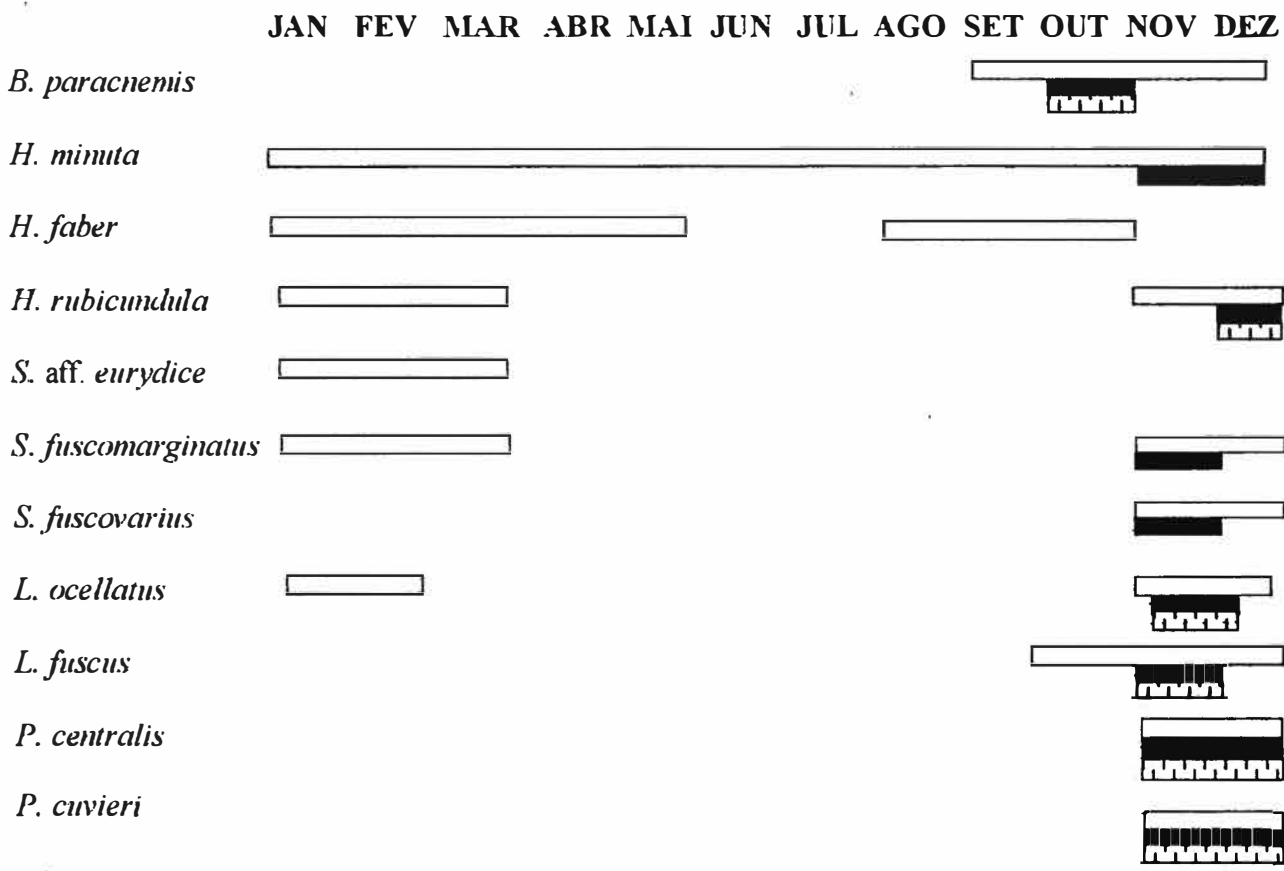


Figura 31: Atividade de vocalização e período reprodutivo das espécies da comunidade, durante o período de estudo. A barra vazia representa atividade de vocalização, a barra escura presença de fêmeas ovuladas e a barra tracejada desovas.

A análise da atividade da comunidade revelou algumas correlações entre fatores abióticos e densidade de indivíduos e diversidade de espécies. O número de espécies em atividade de vocalização e o número total de espécies, sem discriminação da atividade de vocalização, foram significativa e positivamente correlacionadas com a temperatura média do ar ($r_p = 0,7776$; $p = 0,003$ e $r_p = 0,7951$; $p = 0,002$; $n = 12$, respectivamente) e a temperatura média da água ($r_p = 0,7458$; $p = 0,005$; e $r_p = 0,7724$; $p = 0,003$; $n = 12$, respectivamente) indicando que a riqueza de espécies, em atividade de vocalização ou não, foi maior durante os meses mais quentes do ano, estádios E1 e E4 (período que apresentou noites mais quentes). Estes resultados indicam que houve maior agregação reprodutiva na estação chuvosa, caracterizada por temperaturas mais elevadas.

Também houve correlação positiva significativa entre a densidade de indivíduos vocalizando e a densidade total de indivíduos, independente da atividade de vocalização, e a temperatura média do ar ($r_p = 0,6184$; $p = 0,032$ e $r_p = 0,6519$; $p = 0,022$; $n = 12$, respectivamente), e a temperatura média da água ($r_p = 0,5918$; $p = 0,043$ e $r_p = 0,6193$; $p = 0,032$; $n = 12$, respectivamente) indicando, além do que já foi dito acima, que a variável temperatura (do ar e da água) desempenhou papel fundamental na atividade reprodutiva da comunidade.

As Figuras 27 e 28 mostram que tanto a diversidade de espécies quanto a densidade de indivíduos de hilídeos apresentaram um pico na época de maior profundidade da lagoa (medida indireta da precipitação), sendo que o número de espécies e indivíduos acompanharam o decréscimo da profundidade da lagoa, indicando que este fator atua fortemente na atividade das espécies desta família. Quanto aos leptodactilídeos, foi possível observar três padrões distintos: (1) atividade de vocalização e reprodução durante estação chuvosa (estádio E1 e E4) - *L. ocellatus* apresentou atividade de vocalização na época de maior profundidade da lagoa (estádio E1) e a partir do início da estação chuvosa (E4), quando foram registradas fêmeas ovuladas; (2) início da atividade de vocalização na estação seca e reprodução no início da estação chuvosa (estádios E3 e E4) - *L. fuscus* iniciou sua atividade de vocalização no período em que a lagoa apresentou menor profundidade (estádio E3), onde foram observadas agregações de indivíduos desta espécie, além do registro de fêmeas ovuladas, desovas e girinos; e (3) atividade de vocalização e reprodução no início da estação chuvosa (estádio E4) - *P. centralis* e *P. cuvieri* apresentaram atividade de vocalização e indícios reprodutivos (desovas e girinos) logo no início da estação chuvosa, prolongando-se através do estágio E4. Foram observados coros de machos em atividade de vocalização. Desta forma, a profundidade da lagoa, diretamente relacionada aos índices de precipitação, também parece exercer um importante papel nas diferentes estratégias reprodutivas apresentadas pelos leptodactilídeos.

Para *B. paracnemis*, as primeiras formações de coro ocorreram na época em que a lagoa apresentou a menor profundidade (estádio E3), sendo registrado ainda durante o estágio E3 da lagoa a presença de fêmeas ovuladas, casais em amplexo, desovas e agregações de girinos, indicando que para esta espécie o fator profundidade da lagoa também é relevante.

De acordo com as Figuras 29 e 30, os dois períodos de maior concentração de hilídeos e leptodactilídeos coincidiram com as temperaturas mais elevadas, sendo que o mesmo é válido para o período em que foi observada a maior densidade de indivíduos de *B. paracnemis*.

4.4.2 – Tempo de Desenvolvimento

Baseado nos registros de machos em atividade de vocalização, desovas, imagos, jovens e sub-adultos, foi possível estimar o tempo de desenvolvimento para algumas espécies. Os dados relativos aos períodos em que cada classe de idade foi registrada encontram-se na Figura 32.

Girinos de *B. paracnemis* nos primeiros estágios de desenvolvimento apareceram somente na segunda quinzena do mês de outubro de 2002, indicando que as desovas ocorreram, provavelmente, no início do mês. Indivíduos jovens foram encontrados nos meses de janeiro a março, em junho e de agosto a dezembro de 2002, ao passo que indivíduos considerados sub-adultos apareceram nos meses de fevereiro, março, junho, agosto, setembro e outubro do mesmo ano. É possível, assim, supor um período de desenvolvimento de cerca de quatro a cinco meses para esta espécie. A ocorrência simultânea de jovens e sub-adultos durante períodos distintos do ano evidencia a necessidade de longo período para o desenvolvimento dos indivíduos de *B. paracnemis*, que possuem reprodução do tipo explosiva.

Girinos de *H. minuta* foram encontrados nos meses de novembro e dezembro, porém imagos e jovens só foram observados entre os meses de março e abril. Baseado nestes registros, o período estimado de desenvolvimento desta espécie durou cerca de quatro meses e de *H. rubicundula* cerca de dois a três meses (de novembro a início de janeiro; Figura 32).

Considerando que o pico de atividade de vocalização de *H. faber* ocorreu entre os meses de janeiro a abril de 2002 e final de dezembro do mesmo ano e que somente indivíduos jovens foram encontrados nos meses de agosto e setembro de 2002, supõe-se que o período de desenvolvimento para esta espécie seja cerca de quatro a cinco meses. Por outro lado, fêmeas ovuladas e girinos de *L. ocellatus* foram encontrados nos meses de novembro e dezembro de 2002 e os imagos foram observados somente no mês de janeiro do mesmo ano, ao passo que indivíduos jovens foram encontrados durante todo o período de estudo. Sub-adultos foram encontrados com maior frequência entre e agosto de 2002.

Baseado no período entre os primeiros girinos e os primeiros imagos, o período estimado de desenvolvimento de *L. ocellatus* durou cerca de três meses. A presença de jovens e sub-adultos ao longo de vários meses do período de estudo e em diferentes estágios de desenvolvimento revela que esta espécie possui desenvolvimento lento, que pode variar de indivíduo para indivíduo. O período de desenvolvimento de *L. fuscus* pode ser estimado em cerca de dois meses, baseando-se no período entre desovas e girinos (novembro de 2002) e presença de imagos e jovens recém metamorfoseados (dezembro de 2002), enquanto que o tempo de desenvolvimento estimado para *S. fuscovarius* durou cerca de três meses (primeiros girinos em novembro, primeiros imagos em dezembro e primeiros jovens em janeiro de 2003: Figura 32).

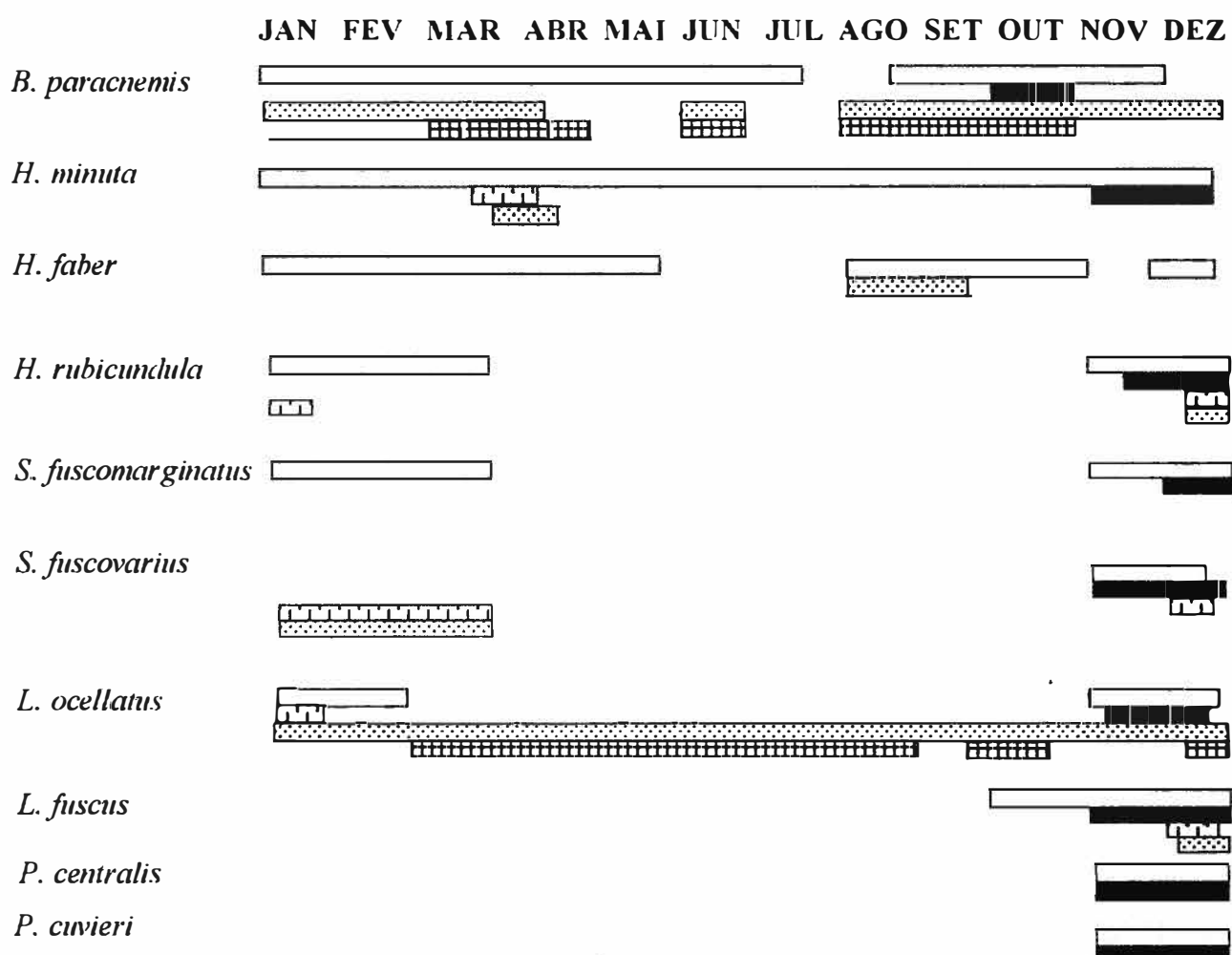


Figura 32: Presença de indivíduos adultos, independente da atividade de vocalização, (barras vazias), girinos (barras escuras), imagos (barras tracejadas), jovens (barras pontilhadas) e sub-adultos (barras quadriculadas) para as espécies que apresentaram atividade reprodutiva indireta durante o período de estudo.

4.4.3 – Turno de Vocalização

Todas as espécies de anuros registradas lagoa apresentaram atividade de vocalização, com exceção de *P. fuscomaculatus*, entre o ocaso e a aurora, mas não necessariamente durante todo este intervalo. Os turnos de vocalização, associados às temperaturas do ar e da água estão representados nas Figuras 33, 34 e 35, respectivos aos estádios E1, E3 e E4. Considerando a partir da primeira hora em que foi registrada atividade de vocalização até a última hora em que houve atividade de vocalização em toda a comunidade, independente da espécie e do número de indivíduos vocalizando, para o turno realizado no estádio E1 da lagoa não houve correlação significativa entre temperatura do ar e da água e o número de espécies vocalizando ($r_p = 0,5283$; $p = 0,077$ e $r_p = 0,3575$; $p = 0,254$, respectivamente, $n = 12$). Do mesmo modo, não houve correlação significativa entre temperatura da água e o número de indivíduos, independente da espécie, em atividade de vocalização ($r_p = 0,3694$; $p = 0,237$, respectivamente, $n = 12$). Por outro lado, houve correlação positiva significativa entre temperatura do ar e número de indivíduos, independente da espécie, em atividade de vocalização ($r_p = 0,6087$; $p = 0,036$; $n = 12$). O número de espécies vocalizando também foi positivamente correlacionado com o número de indivíduos, independente da espécie, em atividade de vocalização ($r_p = 0,8313$; $p = 0,001$; $n = 12$). Para o turno realizado no estádio E3 da lagoa, as temperatura do ar e da água foram positiva e significativamente correlacionadas com o número de espécies ($r_p = 0,7545$; $p = 0,005$ e $r_p = 0,7690$; $p = 0,003$, respectivamente, $n = 12$) e total de indivíduos, independente da espécie, ($r_p = 0,7789$; $p = 0,003$ e $r_p = 0,8407$; $p = 0,001$, respectivamente, $n = 12$). O total de indivíduos, independente da espécie, também foi positiva e significativamente correlacionado com o número de espécies ($r_p = 0,7093$; $p = 0,01$; $n = 12$). No turno realizado no estádio E4, a temperatura do ar e número de espécies foram positiva e significativamente correlacionados com a densidade de indivíduos, independente da espécie ($r_p = 0,6811$; $p = 0,015$ e $r_p = 0,5874$; $p = 0,045$; $n = 12$, respectivamente).

A análise gráfica indica sobreposição parcial no horário de pico das vocalizações e na duração do coro das espécies da taxocenose estudada (Figura 36).

Foi possível observar, tanto para o turno realizado estádio E1 quanto para aquele realizado no estádio E3 da lagoa, correlação positiva e significativa entre o número de indivíduos ativos de cada espécie e a duração do turno ($r_p = 0,98$; $p = 0,001$ e $r_p = 0,9535$; $p = 0,003$, respectivamente, $n = 6$), indicando que quanto maior o número de indivíduos em atividade de vocalização, maior é a duração do turno.

Para os hilídeos foi possível reconhecer dois padrões gerais para o turno de vocalização: (a) início no crepúsculo com encerramento próximo ou na aurora (*H. minuta*, *H. rubicundula*, *H. faber* e *S. fuscovarius*), sendo que no turno realizado no estádio E1 da lagoa, os machos de *H. minuta* começaram suas atividades vocalizações no início da noite; (b) início no crepúsculo e encerramento antes ou até a metade da noite (*S. aff. eurydice* e *S. fuscomarginatus*), sendo que no turno realizado no estádio E4, *S. fuscomarginatus* encerrou sua atividade de vocalização próximo da aurora.

Para os leptodactilídeos foi possível reconhecer três padrões gerais para o turno de vocalização: (a) início logo após a metade da noite e encerramento antes da aurora (*L. ocellatus*); (b) início no crepúsculo com encerramento antes da metade da noite (*P. cuvieri*), e (c) início antes do crepúsculo e encerramento antes ou próximo da aurora (*L. fuscus* e *P. centralis*), sendo que no turno realizado no estádio E3 os machos de *L. fuscus* entraram em atividade no início do crepúsculo.

Para *B. paracnemis* foi observado um padrão único para o turno de vocalização: início no crepúsculo com encerramento logo após a metade da noite.

Para os hilídeos, sob as mesmas condições para as correlações gerais descritas acima, no estádio E1 a temperatura do ar foi positivamente correlacionada com o número de espécies e o número de indivíduos, independente da espécie, em atividade de vocalização ($r_p = 0,6015$; $p = 0,039$ e $r_p = 0,6102$; $p = 0,035$, respectivamente), assim como o número de espécies e o número de indivíduos, independente da espécie, em atividade de vocalização também foram positivamente correlacionados ($r_p = 0,8855$; $p = 0,00127$). No entanto, não houve correlação significativa entre temperatura da água e o número de espécies vocalizando ou o número de indivíduos, independente da espécie, em atividade de vocalização ($r_p = 0,4202$; $p = 0,174$ e $r_p = 0,3711$; $p = 0,235$, respectivamente). Nos turnos realizados nos estádios E3 e E4, só houve correlação significativa, respectivamente, entre número espécies e densidade de indivíduos, independente da espécie ($r_p = 0,735$; $p = 0,15$; $n = 10$) e temperatura do ar e densidade de hilídeos, independente da espécie ($r_p = 0,777$ $p = 0,005$; $n = 11$).

Considerando-se o horário no qual cada espécie apresentou o maior número de indivíduos vocalizando (pico de atividade) dentre todos os turnos (19:00hs – *H. minuta* [n=30] e *H. faber* [n=19]; 20:00hs - *H. rubicundula* [n=37], *S. aff. eurydice* [n=15], *S. fuscomarginatus* [n=8] e *S. fuscovarius* [n= 15]), houve grande sobreposição no horário de pico das vocalizações dos hilídeos (ver Figura 36). No entanto, se considerar-se o período em que cada espécie esteve mais ativa durante o turno de vocalização, houve sobreposição parcial no horário de pico das espécies (ver Tabela 14). Os hilídeos apresentaram diferenças na duração do coro nos distintos momentos em que foram realizados os turnos. *H. faber* (n = 2 noites de observação) e *H. rubicundula* (n = 2) estiveram em atividade simultânea apenas no turno realizado no estádio E1, onde houve sobreposição parcial para estas espécies. Neste turno o coro teve início às 18:00hs e término próximo ou na aurora, apresentando picos de atividade das 19:00 às 22:00 e de 18:00 às 21:00hs, respectivamente, sendo que para *H. rubicundula* não foi registrada atividade de vocalização somente às 23:00hs. *Hyla minuta* (n = 3 noites de observação) iniciou o coro por volta das 19:00hs, com término próximo ou na aurora e pico de atividade das 19:00 às 22:00hs durante o turno realizado no estádio E1. Já nos turnos realizados nos estádios E3 e E4, o coro teve início às 18:00hs e término às 03:00hs, com pico das 19:00hs às 21:00hs (estádio E3) e às 04:00hs, com pico das 19:00 às 22:00hs (estádio E4). Durante o turno realizado no estádio E1 da lagoa, *S. aff. eurydice* (n = 1 noite de observação) e *S. fuscomarginatus* (n = 2 noites de observação) iniciaram o coro às 18:00hrs e terminaram antes da metade da noite (23:00 e 22:00hs, respectivamente), com picos de vocalização entre 19:00 às 21:00 e 18:00 às 20:00hs, respectivamente, no turno realizado no estádio E1. Já no turno realizado no estádio E4, o coro de *S. fuscomarginatus* estendeu-se das 18:00 às 03:00hs, com pico das 19:00 às 21:00hs. *Scinax fuscovarius* só apresentou atividade de vocalização no turno realizado no estádio E4, com coro estendendo-se das 19:00 às 04:00hs e pico de vocalização das 19:00 às 21:00hs.

Para os leptodactilídeos, também sob as mesmas condições para as correlações gerais descritas acima, durante o turno realizado no estádio E1, *L. ocellatus*, único leptodactilídeo em atividade de vocalização, não apresentou correlação significativa entre temperatura do ar e água e o número de espécies vocalizando ou número de indivíduos, independente da espécie, em atividade de vocalização ($r_p = 0,5283$; $p = 0,077$ e $r_p = -0,2295$; $p = 0,473$, respectivamente), nem entre o número de espécies vocalizando e o número de indivíduos, independente da espécie, em atividade de vocalização ($r_p = 0,1210$; $p = 0,708$). O padrão de vocalização de *L. ocellatus* ($n = 2$ noites de observação), no dia em que o turno de vocalização foi realizado, diferiu extremamente do padrão registrado nos outros dias de observação. Vocalizações de *L. ocellatus* foram registradas em horários distintos daquele observado durante o turno de vocalizações realizado em março, onde apenas duas vocalizações, de um mesmo macho, foram registradas às 01:00 e 02:00hs da madrugada. Já em outros dias de trabalho durante o estádio E1, vários machos apresentaram atividade de vocalização em diversos horários, desde o início da noite até final do horário de observação estipulado para cada noite de trabalho. Para o turno realizado no estádio E4, os leptodactilídeos em atividade de vocalização apresentaram correlação positiva e significativa apenas entre temperaturas do ar e da água e densidade de indivíduos, independente da espécie ($r_p = 0,7357$; $p = 0,006$ e $r_p = 0,6107$; $p = 0,035$; $n = 12$, respectivamente). A variável duração do coro para os leptodactilídeos também apresentou diferenças entre os turnos realizados nos estádios E3 e E4 da lagoa. Durante o primeiro destes turnos, apenas *L. fuscus* foi observado em atividade de vocalização. A duração do coro para esta espécie foi das 19:00 às 03:00hs, com horário de pico de atividade de vocalização às 19:00hs. Por outro lado, durante o turno realizado no estádio E4, quatro espécies de leptodactilídeos foram observadas em atividade de vocalização. Mais uma vez, durante este turno os machos de *L. ocellatus* apresentaram padrão de vocalização distinto daquele observado para outros dias de coleta regular, com coro e pico de atividade estendendo-se das 02:00 às 04:00hs. *Leptodactylus fuscus* apresentou duração do coro das 17:00hrs às 04:00hrs e pico de atividade das 18:00hrs às 21:00hrs. Os coros de *P. centralis* e *P. cuvieri* estenderam-se, respectivamente, das 17:00 às 04:00hs e das 19:00 às 23:00hs, ao passo que o pico da atividade foi das 18:00 às 21:00hs para a primeira espécie e das 19:00 às 21:00hs para a segunda.

Houve sobreposição parcial entre os horários de pico de atividade para as quatro espécies de leptodactilídeos em atividade de vocalização apenas no turno realizado no estádio E4 (*L. ocellatus* [n = 2] entre 02:00 e 04:00hs; *L. fuscus* [n = 23] às 19:00hs; *P. centralis* [n = 49] às 20:00hs e *P. civieri* [n = 3] entre 19:00 e 20:00hs), uma vez que nos outros dois turnos havia apenas uma espécie ativa em cada um.

Durante o turno realizado no estádio E3, *B. paracnemis* apresentou maior atividade de vocalização entre as 19:00 e 21:00hs, com pico às 20:00hs. As temperaturas do ar e da água foram positiva e significativamente correlacionadas com o total de indivíduos em atividade de vocalização ($r_p = 0,7108$; $p = 0,01$ e $r_p = 0,7755$; $p = 0,003$; $n = 12$, respectivamente). No turno realizado no estádio E4, o coro estendeu-se das 18:00 às 02:00hs, com pico entre 19:00 e 20:00hs. Houve correlação positiva e significativa apenas entre temperatura do ar e densidade de indivíduos ($r_p = 0,7142$; $p = 0,31$; $n = 9$).

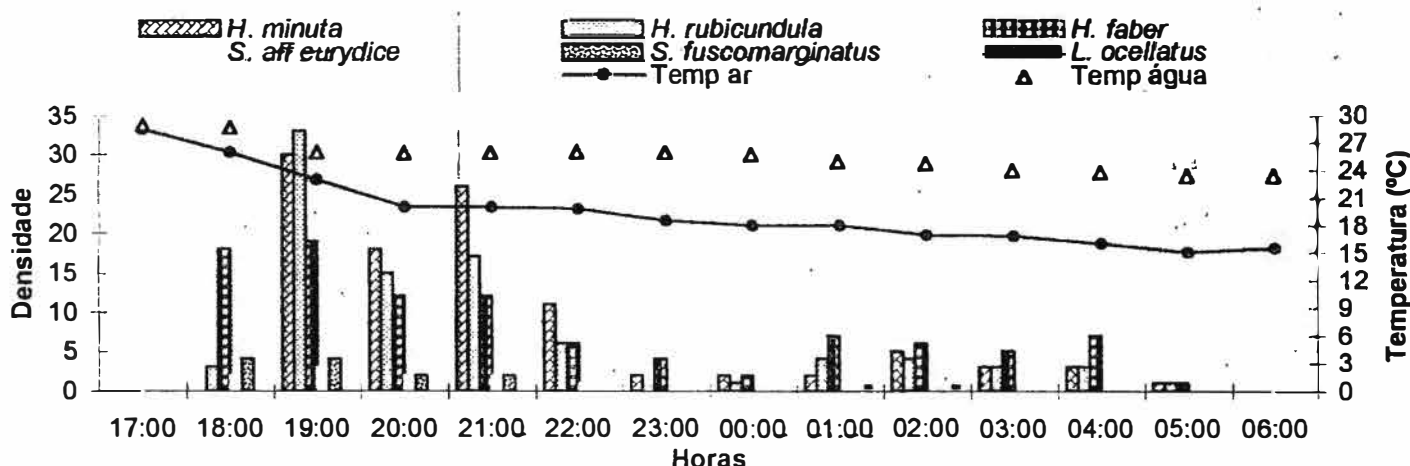


Figura 33: Turno de vocalização das espécies ativas na lagoa na região da Lapinha, Lagoa Santa (MG), durante o estádio E1 da lagoa. São indicados dados relativos ao horário da vocalização para cada espécie, densidade de indivíduos ativos por hora para cada espécie, além das temperaturas do ar e da água.

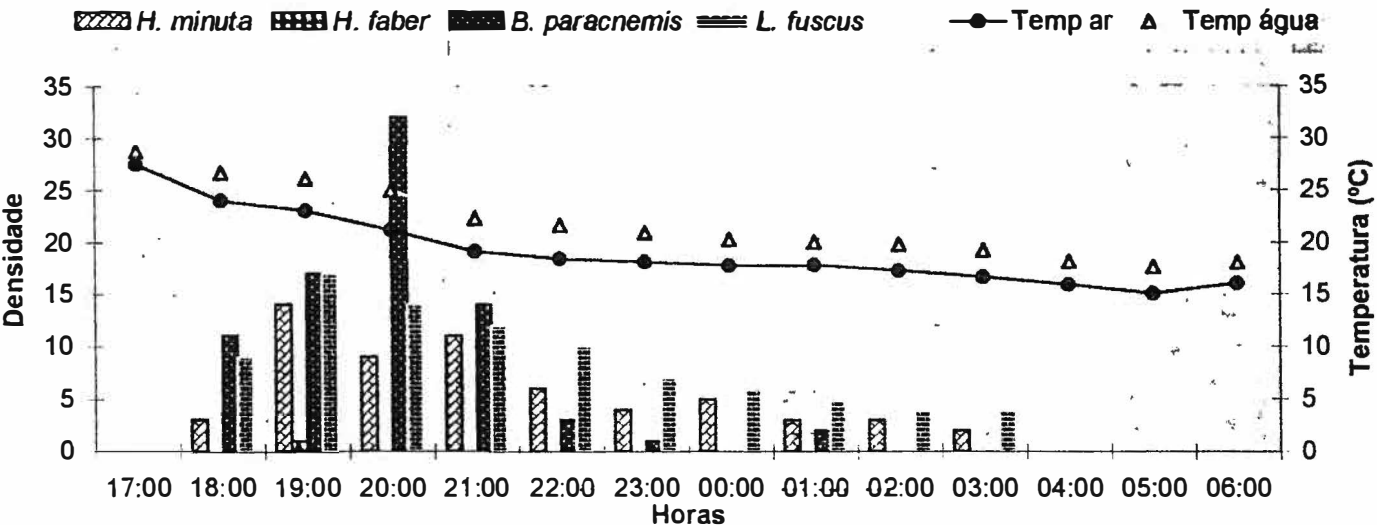


Figura 34: Turno de vocalização das espécies ativas na lagoa na região da Lapinha, Lagoa Santa (MG), durante o estágio E3 da lagoa. São indicados dados relativos ao horário da vocalização para cada espécie, densidade de indivíduos ativos por hora para cada espécie, além das temperaturas do ar e da água.

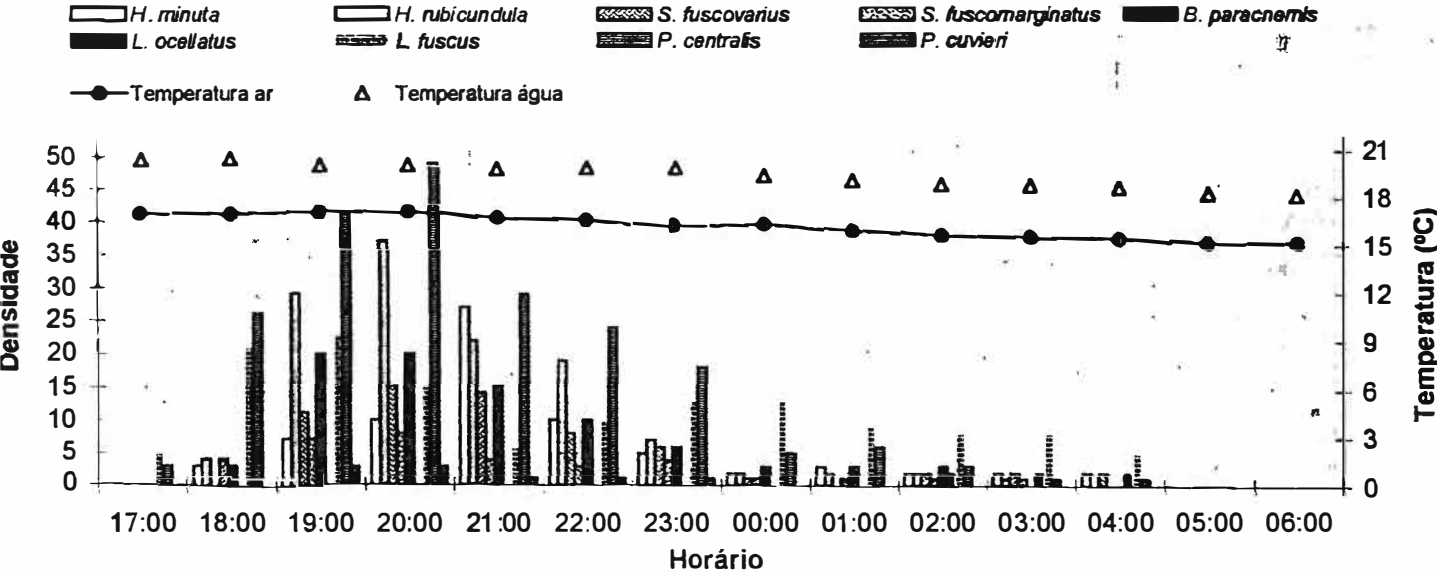


Figura 35: Turno de vocalização das espécies ativas na lagoa na região da Lapinha, Lagoa Santa (MG), durante o estágio E4 da lagoa. São indicados dados relativos ao horário da vocalização para cada espécie, densidade de indivíduos ativos por hora para cada espécie, além das temperaturas do ar e da água.

O turno de vocalização da comunidade se estendeu por cerca de 12 horas, desde o crepúsculo até a proximidade ou na aurora, com densidade variável ao longo deste período (ver Figura 36). No estádio E1 da lagoa, o maior número de espécies em atividade simultânea ($N_e = 5$) ocorreu das 19:00 às 22:00hs e o número máximo de indivíduos ativos ($N_i = 89$) ocorreu às 19:00hs (ver Tabelas 15). Já no turno realizado no estádio E3 da lagoa, o maior número de espécies em atividade simultânea ($N_e = 4$) também ocorreu às 19:00hs, ao passo que o número máximo de indivíduos ativos ($N_i = 55$) ocorreu às 20hs (ver Tabela 16). Para o turno realizado no estádio E4 da lagoa, o maior número de espécies em atividade simultânea ($N_e = 8$) também ocorreu das 19:00 às 23:00hs e às 02:00hs, enquanto que o número máximo de indivíduos ativos ($N_i = 157$) ocorreu às 20:00hs (ver Tabela 17). As diferenças, ao longo dos turnos realizados nos diferentes estádios da lagoa, entre número de espécies em atividade de vocalização e duração do coro por turno, estão representadas na Figura 37. Durante o pico de atividade, nos diferentes turnos, os machos podiam vocalizar simultaneamente e/ou em antifonia, sendo este último observado principalmente entre machos de *H. minuta* e *H. rubicundula*. Não foi observado um padrão para a emissão de vocalizações por machos de *S. fuscomarginatus*. Contudo, foi possível verificar que os machos dessa espécie apresentaram baixo ritmo de emissão de cantos por minuto e estes eram emitidos aleatoriamente. Geralmente, sempre que um macho emitia um canto, este era seguido por vocalizações de outros machos distantes entre si. Somente no final do estádio E4 é que foi possível observar maior agregação de machos, com aumento na taxa de emissão de cantos. Ainda assim, a emissão de vocalização ocorreu simultaneamente à emissão de vocalização das demais espécies, principalmente em relação a *H. rubicundula* e aos leptodactídeos.

Os machos de *L. ocellatus* e *L. fuscus* apresentaram tendência a aumentarem suas atividades de vocalização nos momentos em que ocorre queda na atividade de vocalização geral da comunidade.

Os índices de diversidade obtidos durante a realização dos turnos de vocalizações estão representados nas Figuras 38, 39 e 40. O modelo com os dados de Equidade Relativa (E_r), determinados segundo método proposto CARDOSO & MARTINS (1987), se ajustou a uma função do 2º grau, tendo o turno sido realizado das 17:30 às 00:30hs, a intervalos regulares de 30 minutos.

Os modelos com os dados de Equidade Relativa (E_r), determinados segundo método derivado de CARDOSO & MARTINS (1987), aqui proposto, ajustaram-se melhor a um polinômio do 6º grau, sendo que os turnos foram realizados das 17:00 às 06:00hs, a intervalos regulares de 60 minutos. Ajustados os dados para as figuras representativas dos turnos realizados nos estádios E1, E3 e E4 da lagoa, obteve-se as seguintes resoluções: $\hat{E}_r = y = 6E-05x^6 - 0,0025x^5 + 0,0394x^4 - 0,2996x^3 + 1,0915x^2 - 1,6684x + 1,367$, com R^2 (coeficiente de determinação) de 0,7; $\hat{E}_r = y = -0,0003x^6 + 0,0124x^5 - 0,1893x^4 + 1,462x^3 - 5,9739x^2 + 12,133x - 8,7036$, com R^2 (coeficiente de determinação) de 0,81 e $\hat{E}_r = y = -1E-05x^6 + 0,0005x^5 - 0,0073x^4 + 0,0586x^3 - 0,3052x^2 + 0,9458x - 0,3946$, com R^2 (coeficiente de determinação) de 0,97, respectivamente. A diversidade de espécies em atividade, durante o turno de vocalização, apresentou variações nos diferentes momentos. O pico de atividade no primeiro turno ocorreu por volta das 19:00hs, correspondendo ao momento em que havia maior número de indivíduos em atividade de vocalização em antifonia, o que foi observado principalmente entre os machos de *H. minuta*, *H. rubicundula* e *S. fuscomarginatus*. Durante o segundo turno, o pico se deu por volta das 20:00hs, onde apenas os machos de *H. minuta* vocalizavam em antifonia com os machos de *B. paracnemis* e *L. fuscus*, que por sua vez vocalizavam continuamente. Durante o turno realizado no estádio E4, das 11 espécies registradas na lagoa com atividade de vocalização, apenas *H. faber* e *S. aff. eurydice* não vocalizaram, sendo que o pico de vocalizações se deu às 20:00hs. Todas as outras nove espécies estavam ativas e havia alta densidade de indivíduos em atividade de vocalização, independente da espécie, com exceção de *P. cuvieri* e *L. ocellatus*, para os quais foram registrados baixos números de machos em atividade de vocalização quando comparado às outras espécies, principalmente para *L. ocellatus*.

Em muitos momentos, todas as espécies apresentaram atividade de vocalização simultânea, sendo observada a vocalização em antifonia apenas entre indivíduos de espécies diferentes que ocupavam sítios próximos, como observado para coros de *H. minuta* e *H. rubicundula*, que em vários pontos da lagoa encontravam-se próximos, assim como para *S. aff. eurydice* e *P. centralis*. Os indivíduos de *S. fuscomarginatus* não formaram coros, sendo que os indivíduos em atividade encontravam-se espalhados ao longo do setor centro-sul da lagoa e emitiam vocalizações espaçadas, sem padrão determinado, que podia coincidir ou não com as demais vocalizações.

Foi observado que os coros de *L. fuscus* tendiam a aumentar à medida que a diversidade de espécies e a densidade de indivíduos em atividade de vocalização diminuía e que os únicos dois machos de *L. ocellatus* que estiveram em atividade durante o turno só iniciaram suas vocalizações quando a densidade de machos das espécies que ainda vocalizavam no momento era extremamente baixa. Este fato também foi observado para o turno realizado no estádio E1 da lagoa.

A duração do coro da comunidade estudada variou enormemente entre as espécies, com amplitude de 2 a 12hs ($\bar{x} = 8,1 \pm 3,6$ horas). Todas as espécies apresentaram início de atividade no crepúsculo em pelo menos um dos turnos, com exceção de *L. ocellatus*. No geral, a duração do turno foi maior entre os hilideos. Contudo, *L. fuscus* e *P. centralis* foram as únicas espécies a iniciarem a atividade de vocalização antes do crepúsculo, estendendo-se por cerca de 12hrs.

Para as demais noites de observação, os resultados das correlações mensais entre o número de espécies vocalizando e total de indivíduos, independente da espécie, e pico médio da atividade de vocalização e duração do coro evidenciaram correlação positiva e significativa entre: (1) número de espécies vocalizando e duração média do coro ($r_p = 0,6341$; $p = 0,027$; $n = 12$), indicando que quanto maior o número de espécies vocalizando simultaneamente, maior é a duração do coro; (2) entre densidade de indivíduos vocalizando, independente da espécie, e duração média do coro ($r_p = 0,6711$; $p = 0,017$; $n = 12$), indicando que o número de indivíduos em atividade de vocalização também influencia na duração do coro, de forma que quanto maior a densidade maior é a duração do coro; (3) entre o pico médio de atividade de vocalização e a duração média do coro ($r_p = 0,7111$; $p = 0,01$; $n = 12$), indicando que quando o pico médio da atividade de vocalização da comunidade ocorre mais tarde durante a noite, mais longa é a duração do coro.

Tabela 14: Período (em horas) no qual cada espécie apresentou maior atividade de vocalização durante a realização dos turnos de vocalização. A duração do coro, em horas, está representado entre parênteses. Os números 1, 3 e 4 entre parênteses, representam as espécies que estiveram presentes nos turnos realizados nos estádios E1, E3 e E4 da lagoa, respectivamente.

Espécie	Período	PERÍODO DE MAIOR ATIVIDADE DE VOCALIZAÇÃO (hs)					
		18 – 20	18 – 21	19 – 21	19 – 22	01 – 02	02 – 04
<i>B. paracnemis</i> (1)			X (08hs)				
<i>B. paracnemis</i> (3)				X (09hs)			
<i>H. minuta</i> (1)					X (11 hs)		
<i>H. minuta</i> (3)				X (10hs)			
<i>H. minuta</i> (4)					X (11hs)		
<i>H. rubicundula</i> (1)					X (11hs)		
<i>H. rubicundula</i> (4)					X (10hs)		
<i>H. faber</i> (1)			X (12hs)				
<i>H. faber</i> (3)				X (apenas às 19:00hs)			
<i>S. aff. eurydice</i> (1)				X (05hs)			
<i>S. fuscovarius</i> (4)				X (10hs)			
<i>S. fuscomarginatus</i> (1)		X (04hs)					
<i>S. fuscomarginatus</i> (4)				X (10hs)			
<i>L. ocellatus</i> (1)						X (02hs)	
<i>L. ocellatus</i> (4)							X (03hs)
<i>L. fuscus</i> (3)				X (10hs)			
<i>L. fuscus</i> (4)		X (12hs)					
<i>P. centralis</i> (4)			X (12hs)				
<i>P. civieri</i> (4)				X (05hs)			

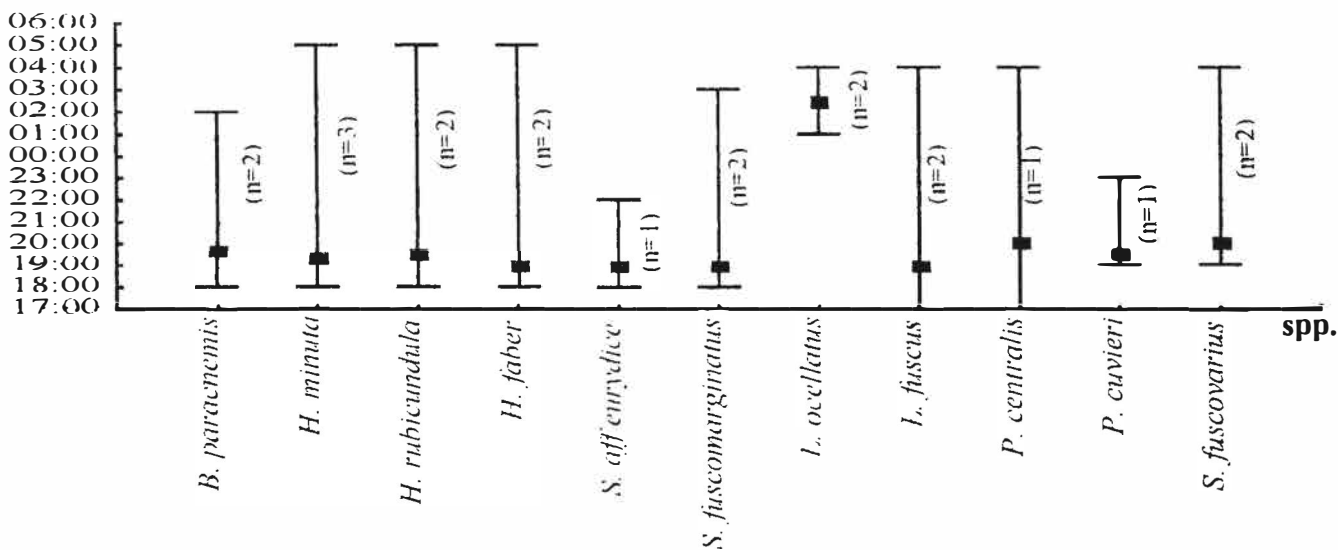


Figura 36: Início e término do turno de vocalização das espécies (linha vertical), com o pico de atividade de vocalização (horário no qual o maior número de indivíduos foi registrado vocalizando) representado pelo quadrado. O número de noites em que cada espécie foi observada, durante os turnos está entre parênteses.

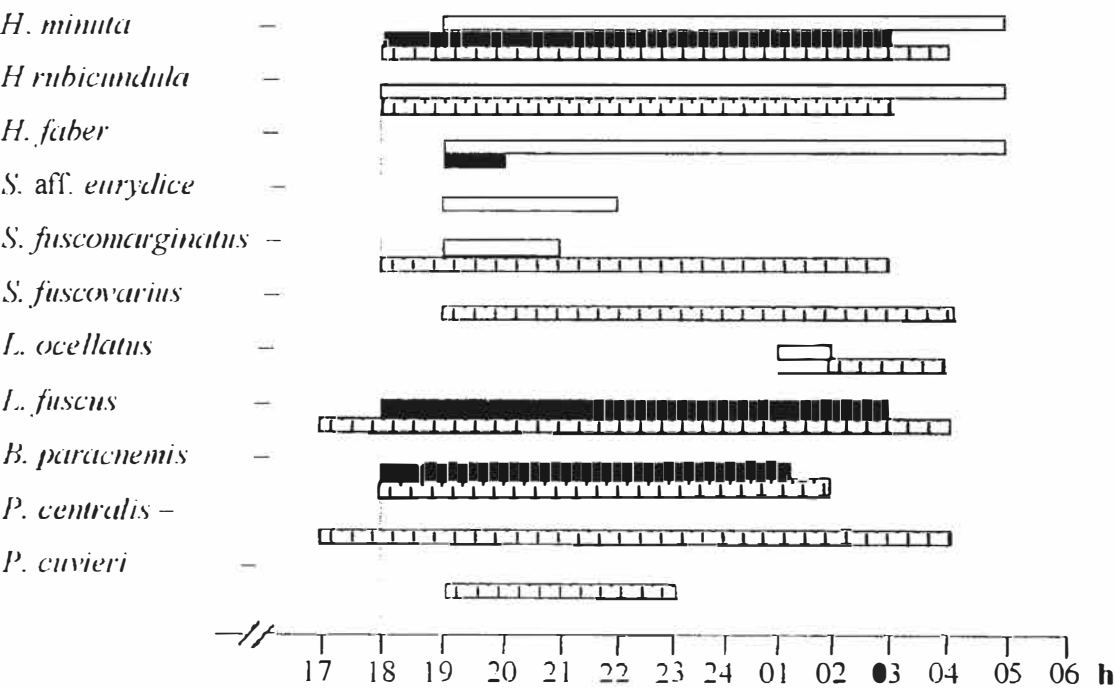


Figura 37: Turnos de vocalização (17:00 às 06:00hs) de anfíbios anuros na lagoa temporária da região da Lapinha, Lagoa Santa (MG). As barras horizontais vazias, cheias e tracejadas referem-se, respectivamente, aos turnos realizados nos estádios E1, E3 e E4 da lagoa. O traço interrompido na vertical indica o início do crepúsculo.

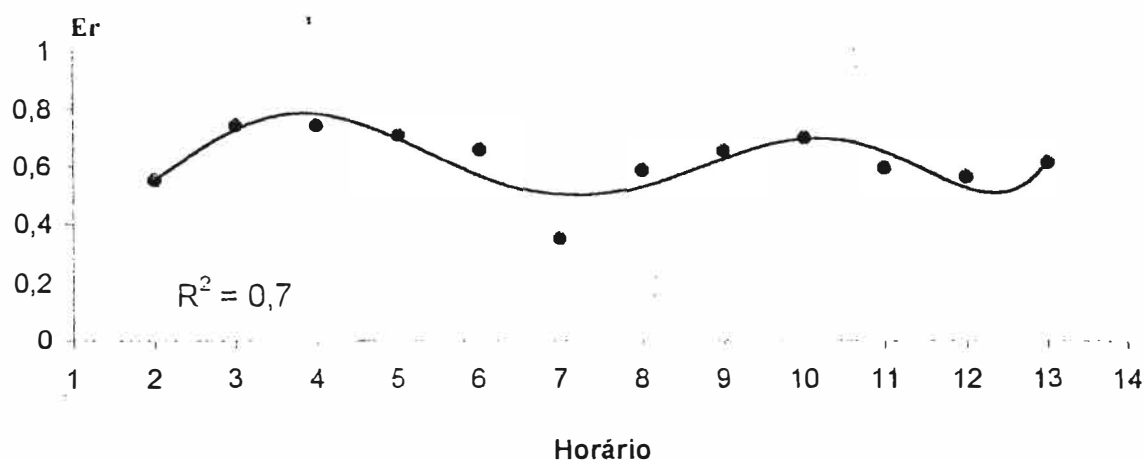


Figura 38: Equidade Relativa (●) de anuros vocalizando, em diferentes horários de 07 e 08 de março de 2002, durante o estágio E1 da lagoa. O número 1 corresponde ao primeiro horário de amostragem 17:00hs (nenhuma espécie vocalizando) e cada número subsequente acrescenta uma hora ao horário de amostragem anterior. O número 14 representa o último horário de amostragem 06:00hs (sem atividade de vocalização).

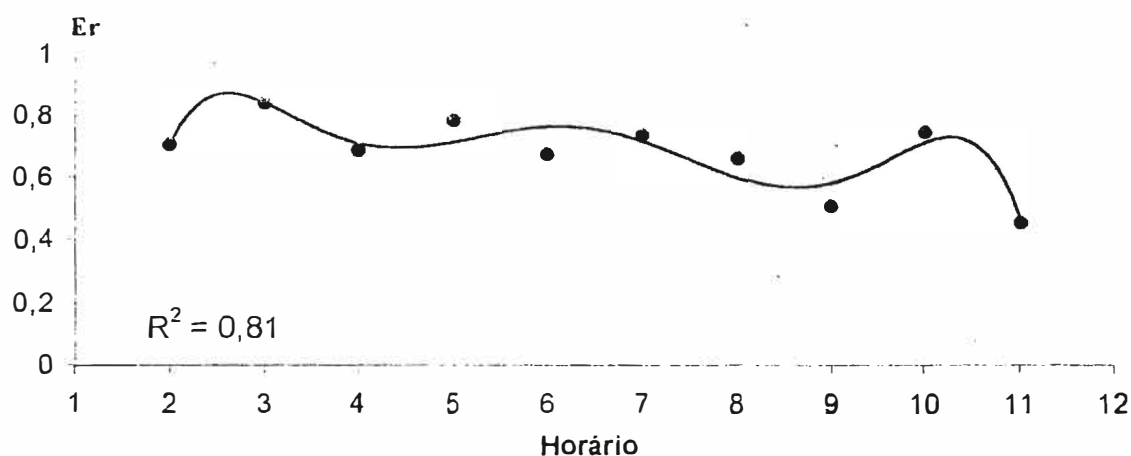


Figura 39: Equidade Relativa (●) de anuros vocalizando, em diferentes horários de 31 de setembro e 1º de outubro de 2002, durante o estágio E3 da lagoa. O número 1 corresponde ao primeiro horário de amostragem 17:00hs (nenhuma espécie vocalizando) e cada número subsequente acrescenta uma hora ao horário de amostragem anterior. O número 12 (03:00hs) representa o horário a partir do qual não houve mais atividade de vocalização até o final do turno, às 06:00hs.

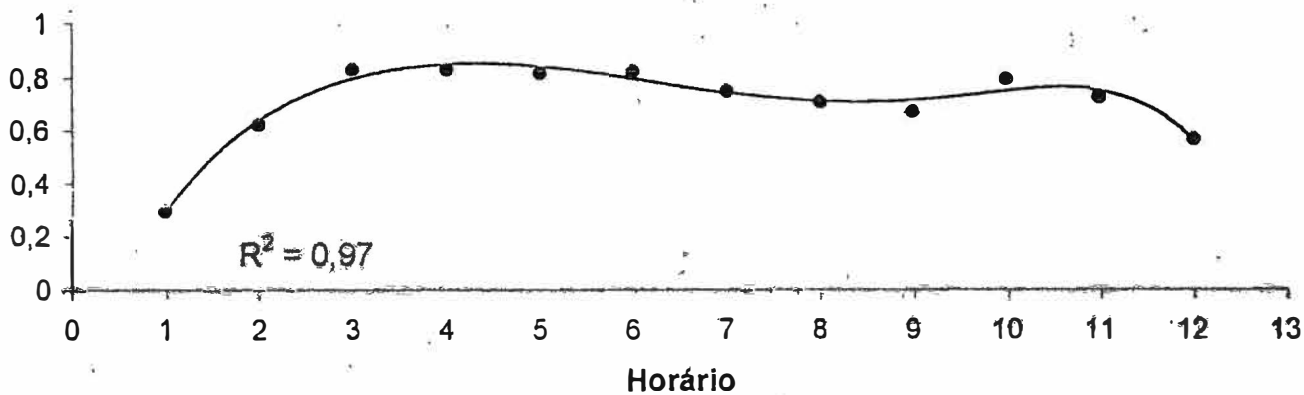


Figura 40: Equidade Relativa (●) de anuros vocalizando, em diferentes horários de 06 e 07 de novembro de 2002, durante o estágio E4 da lagoa. O número 1 corresponde ao início da amostragem 17:00hs e cada número subsequente acrescenta uma hora ao horário de amostragem anterior. O número 13 (04:00hs) representa o horário a partir do qual não houve mais atividade de vocalização até o final do turno, às 06:00hs.

Tabela 15: Número de indivíduos vocalizando em diferentes horários (17:00 às 06:00hs), em 07/08 de março de 2002, durante o estágio E1 da lagoa.

Espécie	07/03/2002								08/03/2002						
	<u>Seqüência de horários durante o turno de vocalizações</u>														
	17	18	19	20	21	22	23	24	01	02	03	04	05	06	
HYLIDAE															
<i>H. minuta</i>	00	00	30	18	26	11	02	02	02	05	03	03	01	00	
<i>H. rubicundula</i>	00	03	33	15	17	06	00	01	04	04	03	03	01	00	
<i>H. faber</i>	00	18	19	12	12	06	04	02	07	06	05	07	01	00	
<i>S. aff. eurydice</i>	00	02	03	02	02	01	00	00	00	00	00	00	00	00	
<i>S. fuscomarginatus</i>	00	04	04	02	02	00	00	00	00	00	00	00	00	00	
LEPTODACTYLIDAE															
<i>L. ocellatus</i>	00	00	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00	00	00	
Total Ni	00	27	89	49	59	24	06	05	14	16	11	13	03	00	
Total Ne	00	04	05	05	05	05	02	03	04	04	03	03	01	00	

Tabela 16: Número de indivíduos vocalizando em diferentes horários (17:00 às 06:00hs), em 30 de setembro e 1º de outubro de 2002, durante o estágio E3 da lagoa..

	30/09/02								1º/10/02							
	Seqüência de horários durante o turno de vocalizações															
Espécie	17	18	19	20	21	22	23	24	01	02	03	04	05	06		
BUFONIDAE																
<i>B. paracnemis</i>	00	11	17	32	14	03	01	00	02	00	00	00	00	00		
HYLIDAE																
<i>H. minuta</i>	00	03	14	09	11	06	04	05	03	03	02	00	00	00		
<i>H. faber</i>	00	00	01	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00		
LEPTODACTYLIDAE																
<i>L. fuscus</i>	00	09	17	14	12	10	07	06	05	04	04	00	00	00		
Total Ni	00	23	49	55	37	19	12	11	10	07	06	00	00	00		
Total Ne	00	03	04	03	03	03	03	02	03	02	02	09	00	00		

Tabela 17: Número de indivíduos vocalizando em diferentes horários (17:00 às 06:00hs), em 06/07 de novembro de 2002, durante o estágio E4 da lagoa.

	06/11/2002								07/11/2002							
	Seqüência de horários durante o turno de vocalizações															
Espécie	17	18	19	20	21	22	23	24	01	02	03	04	05	06		
BUFONIDAE																
<i>B. paracnemis</i>	00	03	20	20	15	10	06	03	03	03	00	00	00	00		
HYLIDAE																
<i>H. minuta</i>	00	03	07	10	27	10	05	02	03	02	02	02	00	00		
<i>H. rubicundula</i>	00	04	29	37	22	19	07	02	02	02	01	00	00	00		
<i>S. fuscovarius</i>	00	00	11	15	14	08	06	01	00	02	02	02	00	00		
<i>S. fuscomarginatus</i>	00	04	07	08	04	03	04	01	01	01	01	00	00	00		
LEPTODACTYLIDAE																
<i>L. ocellatus</i>	00	00	00	00	00	00	00	00	00	02	02	02	00	00		
<i>L. fuscus</i>	05	21	23	15	06	10	13	13	09	08	08	05	00	00		
<i>P. centralis</i>	03	26	41	49	29	24	18	05	06	03	01	01	00	00		
<i>P. cuvieri</i>	00	00	03	03	01	01	01	00	00	00	00	00	00	00		
Total Ni	08	61	141	157	118	85	60	27	24	23	17	12	00	00		
Total Ne	01	06	08	08	08	08	08	07	06	08	07	05	00	00		

4.5 – Espaço Acústico

4.5.1- Vocalizações

Os cantos de anúncios das espécies encontradas na lagoa temporária do Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG) já se encontram descritos quanto aos seus parâmetros físicos, com exceção de *P. centralis*, que não foi encontrada na literatura.

Nesta seção são apresentadas as vocalizações de anúncio (*advertisement calls* de WELLS, 1977a) das espécies que vocalizaram na lagoa durante o período de estudo, com exceção de *L. ocellatus*, cujos parâmetros acústicos foram retirados de HEYER & STRAUGHAN (1976). Além do canto de anúncio, outros tipos de canto (canto de soltura, angústia, territorial - *release call*, *distress call*, *territorial call*; veja DUELLMAN & TRUEB, 1986), também são apresentados ou apenas mencionados quando for pertinente. Neste estudo vocalização e canto são usados como sinônimos.

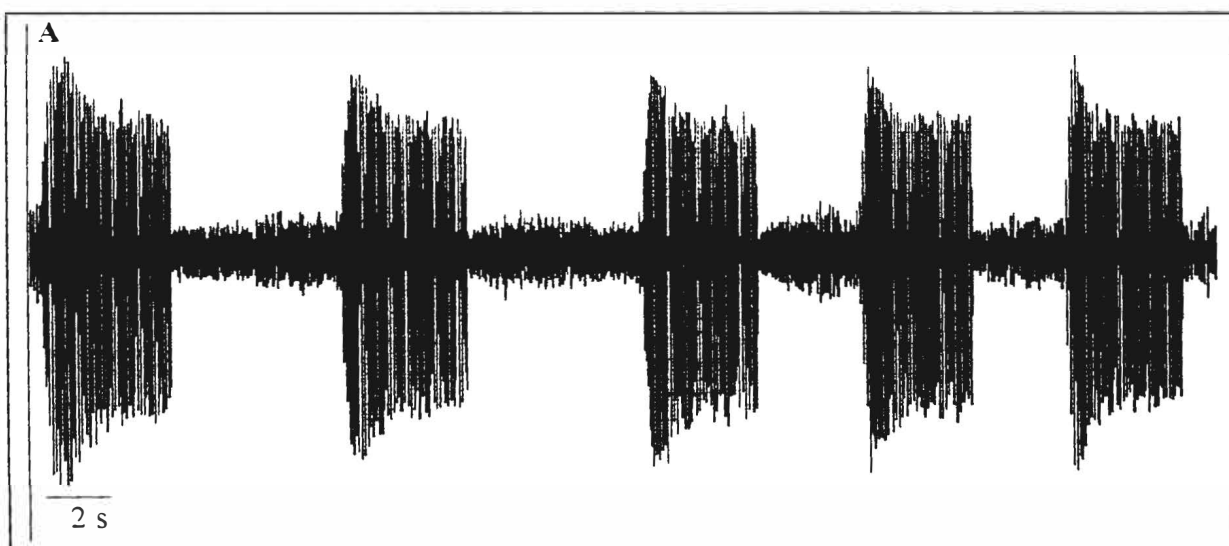
BUFONIDAE

Bufo paracnemis

Para esta espécie, foram analisados 27 cantos de anúncio, de cinco indivíduos que se encontravam em pontos diferentes na lagoa e em coros com concentrações diferentes de machos, e 11 cantos de angústia emitidos por dois machos durante a manipulação destes espécimes. O canto de anúncio é composto por uma série 19 a 57 notas agrupadas, aparentemente multipulsionadas ($\bar{x} = 37,18 \pm 7,87$ notas), com duração média de $0,06 \pm 0,01$ s e espaçamento entre elas de $0,04 \pm 0,01$ s ($n = 1041$). A duração total de cada canto apresentou grande variação entre os cinco indivíduos gravados [$2,63 \pm 1,23$ s ($n = 2$); $3,2 \pm 0,3$ s ($n = 5$); $3,51 \pm 0,16$ s ($n = 2$); $4,1 \pm 0,5$ s ($n = 3$) e $3,83 \pm 0,83$ s ($n = 14$)], sendo que este último foi o indivíduo que apresentou a maior amplitude e duração do canto (entre 2,5 e 5,67 s), maior número de notas ($n = 50$) e menor espaçamento entre elas ($0,03 \pm 0,02$ s) dentre todos os cantos analisados, encontrando-se em atividade de vocalização junto a um coro com alta densidade de machos. Porém, a maior média de duração do canto ($4,1 \pm 0,5$; $n = 3$), espaçamento entre eles ($9,4 \pm 2,73$; $n = 3$) e número médio de notas ($42 \pm 5,57$; $n = 126$) foi registrada para um indivíduo que vocalizava num ponto mais isolado da lagoa, onde a distância entre os machos em atividade de vocalização era maior. O intervalo médio entre os cantos é de $5,2 \pm 2,2$ s ($n = 27$).

A estrutura do canto é harmônica, sendo visíveis a fundamental e o segundo e terceiro harmônicos, este último com pouca energia (Figura 41 – C). A frequência fundamental está entre 0,52 e 0,73 kHz, ao passo que o segundo e o terceiro harmônicos estão aproximadamente entre 1,1 e 1,3 e 1,5 e 1,8 kHz, respectivamente. A frequência fundamental corresponde à frequência dominante. O canto apresenta, geralmente, de uma a três notas iniciais ascendentes de baixa intensidade, sendo que as notas seguintes apresentam discreta modulação descendente (Figura 41 – B). O oscilograma de uma nota (Figura 41 – D) mostra que os pulsos apresentam-se agrupados.

O canto de angústia é composto por uma série de notas de 1 a 30 notas ($\bar{x} = 8,73 \pm 8,42$ notas) multipulsionadas, com duração média de $0,05 \pm 0,02$ s e espaçamento entre elas de $0,07 \pm 0,05$ s ($n = 96$ notas). A duração média deste canto é de $0,98 \pm 0,88$ s ($n = 11$), com intervalos médios entre eles de $1,75 \pm 0,9$ s ($n = 11$). A estrutura do canto é harmônica, porém suas notas apresentam enorme amplitude de energia (ver Figura 42 – C). Os três primeiros harmônicos são mais evidenciados e visíveis, onde se concentra a maior energia. A frequência dominante parece estar no primeiro e no segundo harmônico, entre 0,39 e 0,99 kHz (Figura 42 – C). O canto de angústia não apresenta modulação de frequência (Figura 42 – B) e suas notas são compostas por pulsos agrupados (Figura 42 – D).



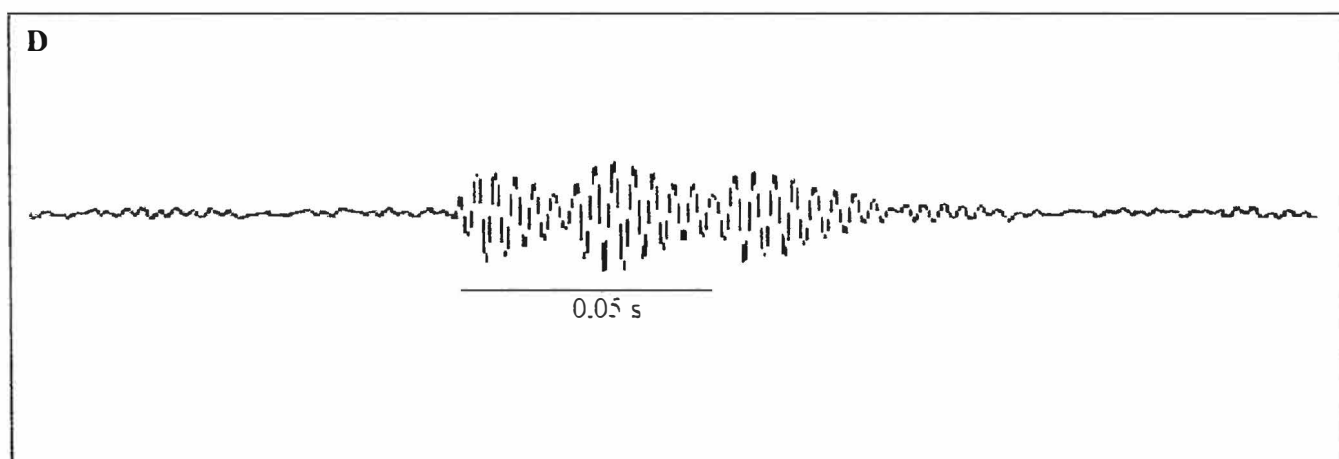
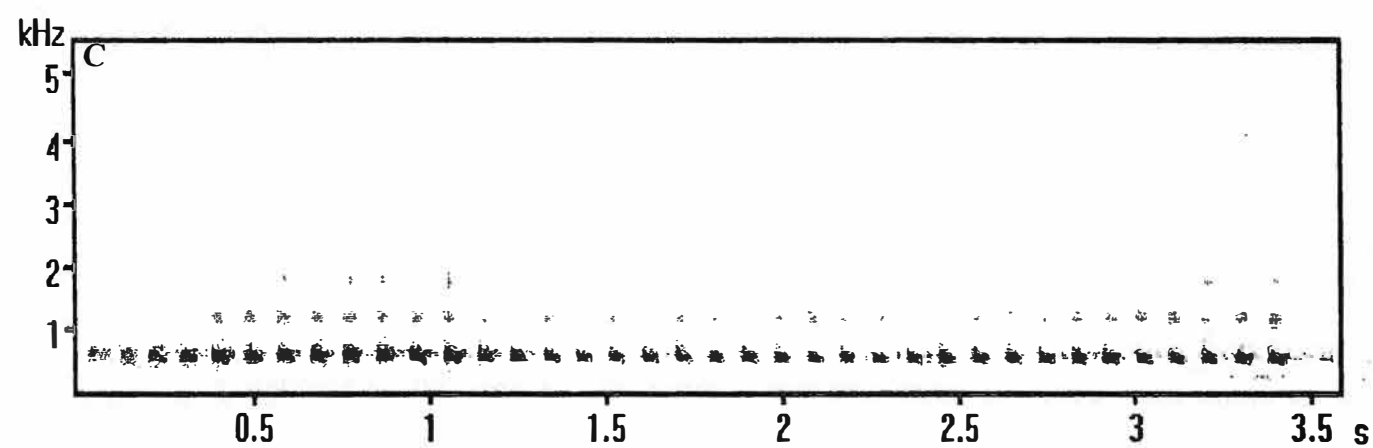
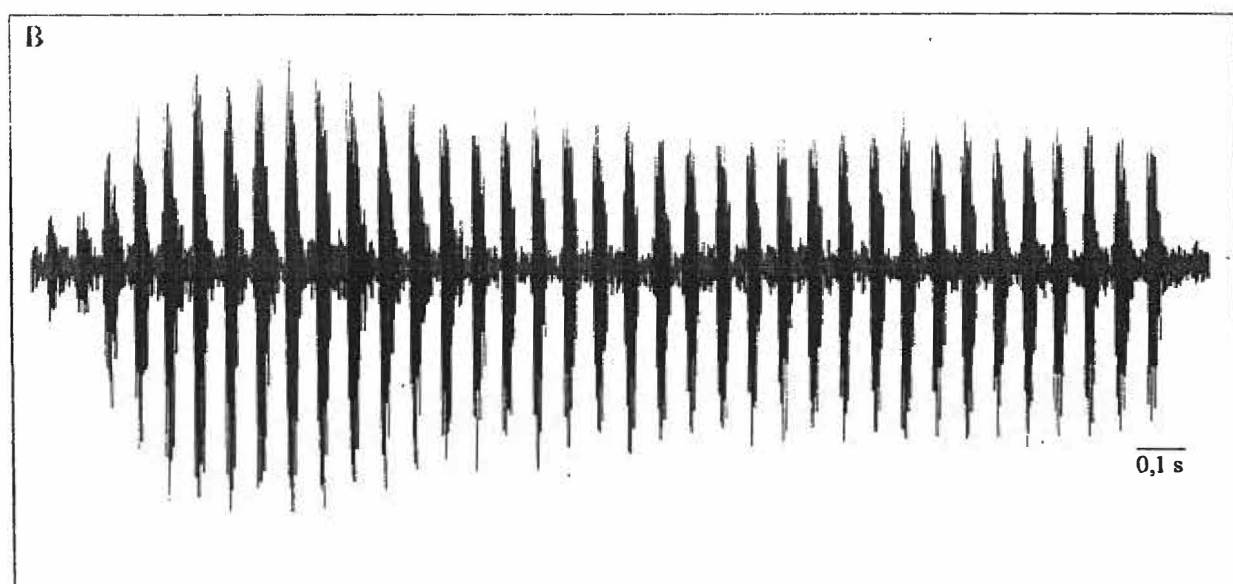
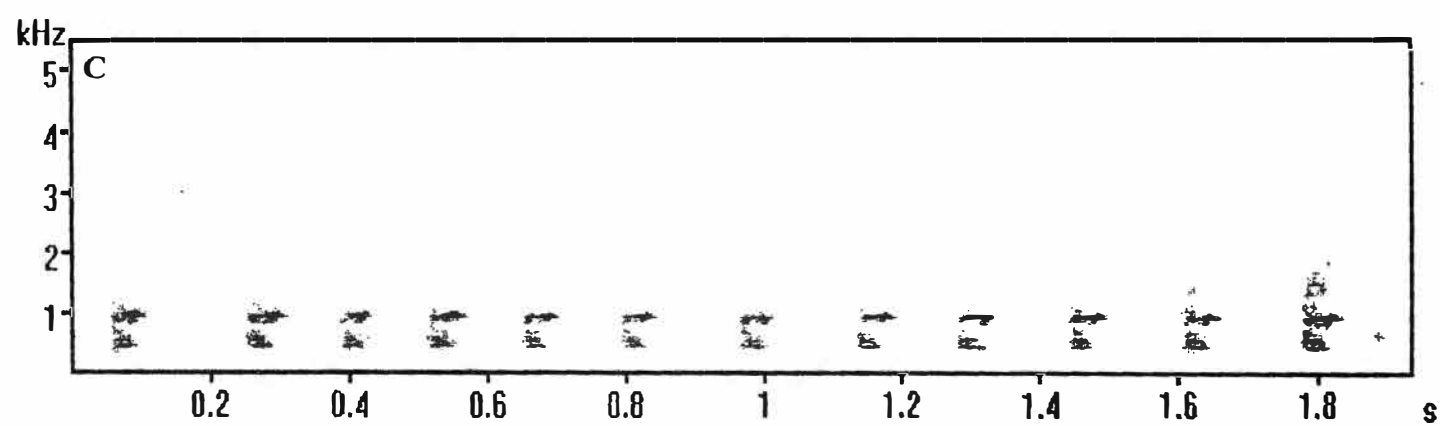
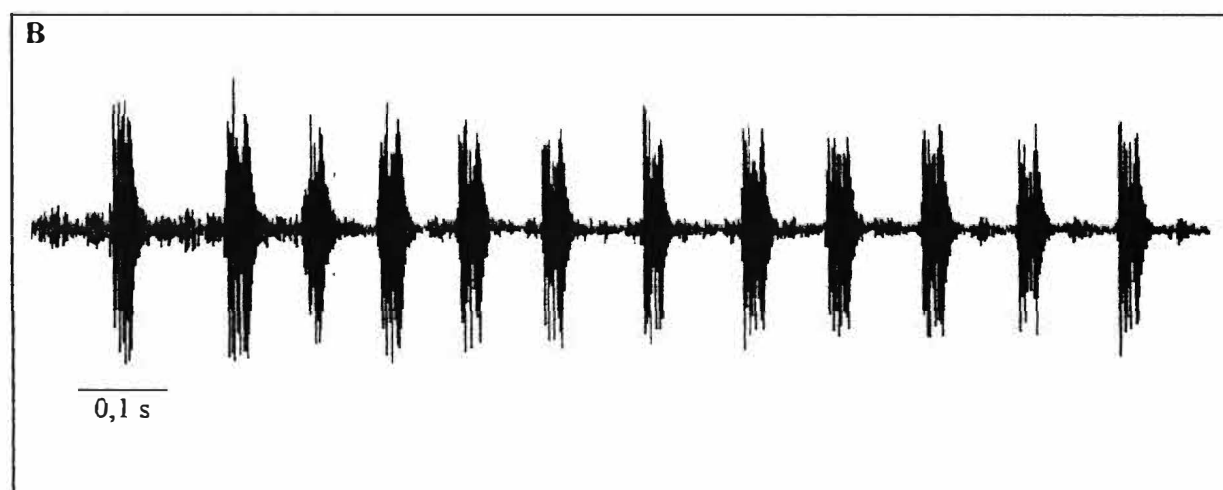
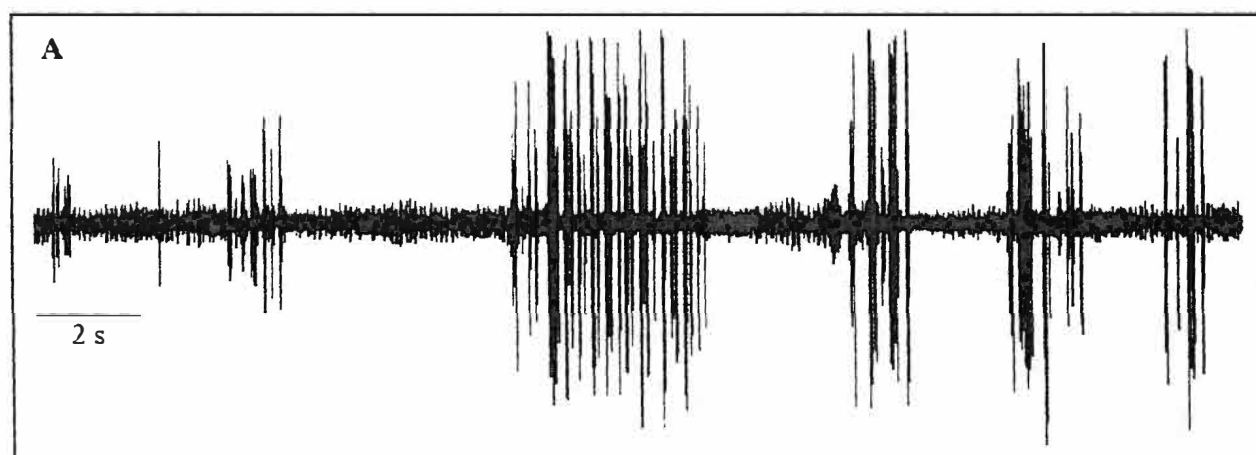


Figura 41: Canto de anúncio de *Bufo paracnemis*. temperatura do ar 21,3°C e da água 23,5°C. (A) oscilograma com cinco cantos; (B) oscilograma de um canto; (C) sonograma do canto apresentado em B; (D) oscilograma de uma nota do canto.



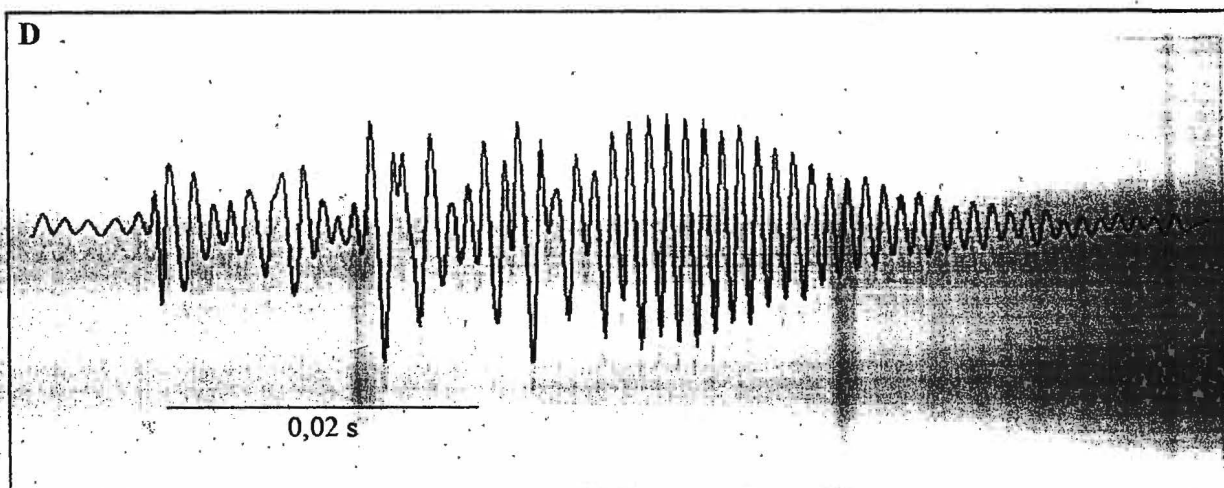


Figura 42: Canto de angústia de *Bufo paracnemis*. temperatura do ar 22°C e da água 24,4°C: (A) oscilograma com setes cantos; (B) oscilograma de um canto; (C) sonograma do canto apresentado em B (as impressões de menor amplitude de frequência entre as notas são do canto de anúncio de um macho de *B. paracnemis* que vocalizava nas proximidades); (D) oscilograma de uma nota do canto.

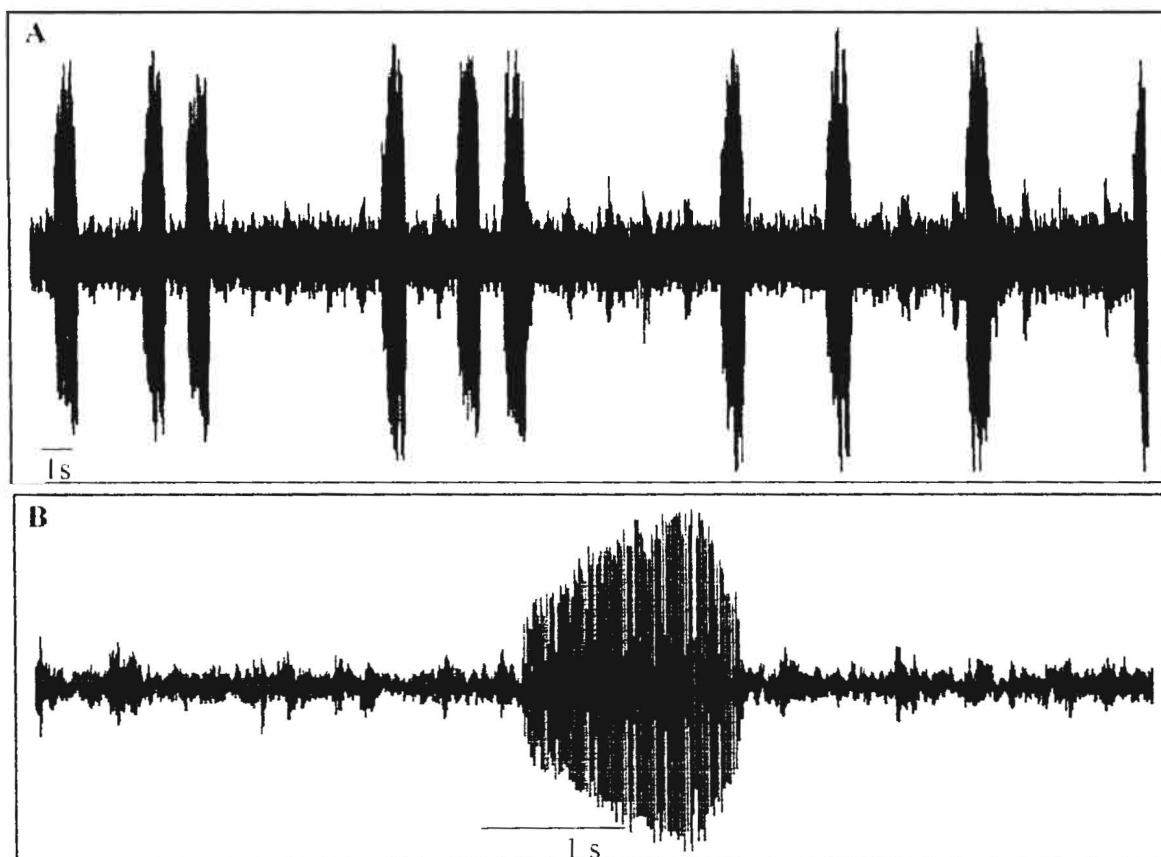
HYLIDAE

Scinax fuscomarginatus

O canto de anúncio é composto por notas multipulsionadas, sendo que cada canto apresenta uma única nota (Figura 43 – A). Foram registrados 22 cantos, de três indivíduos diferentes, para esta espécie. A duração média dos cantos é $0,62 \pm 0,06$ s, com espaçamento médio entre eles de $2,86 \pm 2,05$ (n = 22 cantos) (Figura 43 – B). O número médio de pulsos por nota foi de 87 ± 11 , com duração média de $0,005 \pm 0,001$ s a intervalos médios de $0,001 \pm 0,0005$ (n= 522 pulsos). O canto apresenta modulação ligeiramente ascendente e estrutura harmônica (Figura 43 – C e D, respectivamente). A frequência total ocupa faixa entre 1,03 e 4,91 kHz, sendo que a frequência fundamental apresentou grande amplitude entre os indivíduos, variando entre 1,03 e 1,7 kHz e entre 2,4 a 3,5 kHz. O segundo harmônico também apresentou grande amplitude, ocupando faixa entre 2,1 e 4,91 kHz. A frequência dominante parece corresponder ao primeiro harmônico e está entre 3,1 e 4,5 kHz (Figura 43 – D). Em uma única medida o ritmo de emissão foi de 13 notas por minuto. CARDOSO (1981), registrou uma organização alternada (“em duetos”) para a vocalização desta espécie na área por ele estudada, sendo que quando o canto era emitido isoladamente, apresentava somente as características da primeira nota do “dueto”, porém com duração bastante superior, que se assemelha à vocalização apresentada no presente estudo.

Os machos em atividade de vocalização registrados na área da Lapinha também apresentaram vocalização em dueto e, por vezes, foi observada uma nota introdutória diferenciada para estes cantos em dueto, conforme observado por CARDOSO (1981).

Nos grandes coros formados no estádio E4 da lagoa, em diversas oportunidades foram observados machos em postura típica de comportamento satélite, que pode ser definida como a estratégia apresentada por indivíduos que permanecem próximos ao macho cantor, sem vocalizar, com saco vocal desinflado, em postura abaixada (HADDAD, 1991). Em seu trabalho, POMBAL (1995) observou, em uma oportunidade, um macho de *S. fuscumarginatus* que não vocalizava próximo a um macho cantor. Após a remoção do cantor, o macho que não vocalizava passou a cantar (Célio F. B. Haddad, com. pess.). Alguns parâmetros acústicos aqui registrados apresentam similaridades àqueles apresentados por POMBAL (1995) e POMBAL *et al.* (1995), principalmente em relação à duração do canto e frequência dominante. As variações observadas para os outros parâmetros, como a frequência total, podem ser variações individuais ou devido às condições ambientais, como temperatura do ar e da água, que diferiram em cerca de 6°C e 1,5°C, respectivamente, no momento das gravações.



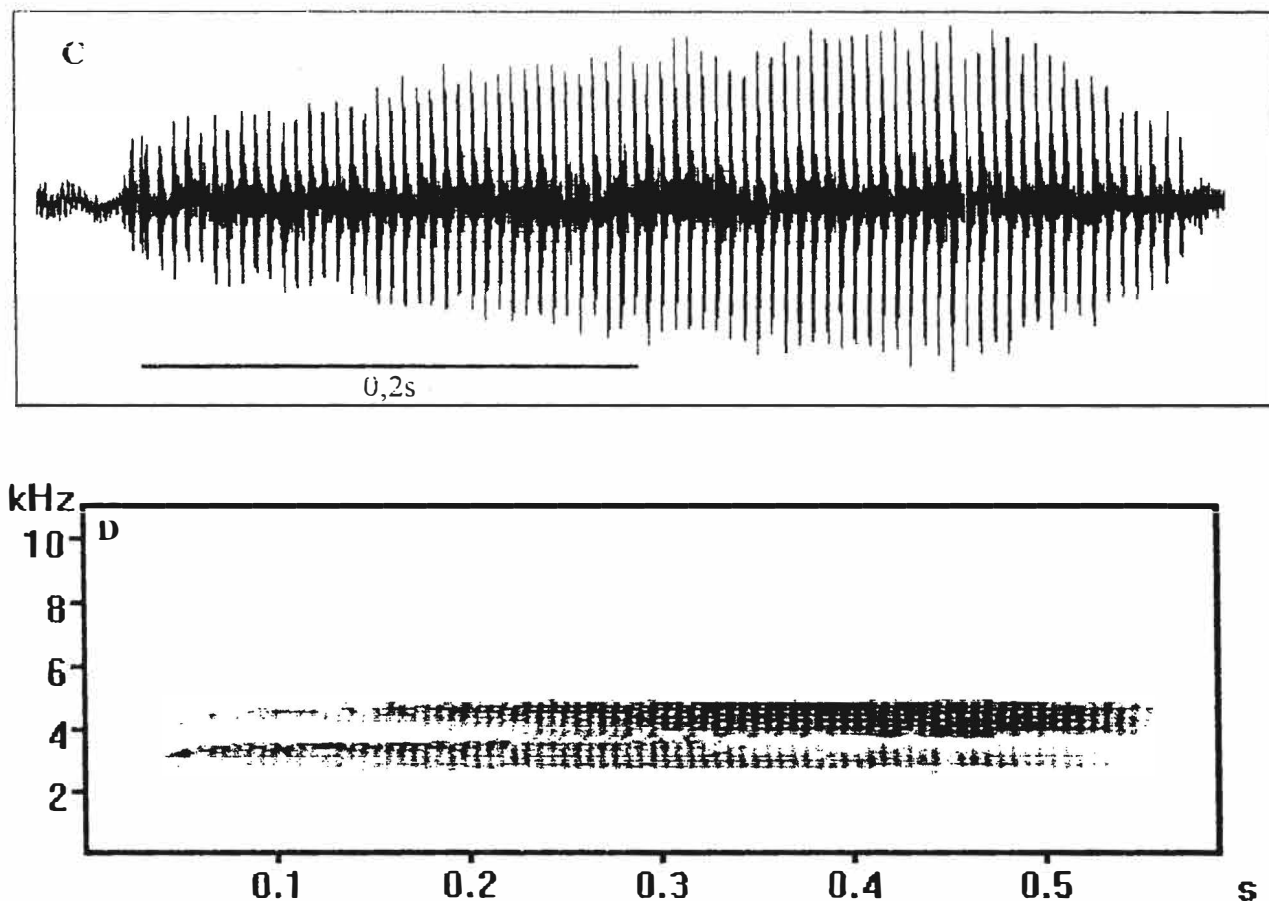


Figura 43: Canto de anúncio de *Scinax fuscomarginatus*, temperatura do ar 26 °C e da água 25°C; (A) oscilograma com dez cantos; (B) oscilograma de um canto; (C) oscilograma da nota apresentada em B, demonstrando a estrutura multipulsionada do canto; (D) sonograma do canto apresentado em C.

Scinax aff. *eurydice*

Para esta espécie, foram registradas duas seqüências de canto de dois indivíduos.

O canto nupcial apresenta duração média de $0,07 \pm 0,006$ s ($n = 49$ cantos) e espaçamento entre elas de $0,39 \pm 0,18$ s (Figura 44– A). Cada canto é composto de uma a três notas multipulsionadas. A duração média das notas é de $0,03 \pm 0,006$ s, a intervalos médios de $0,02 \pm 0,006$ s ($n = 97$ notas), que se distribuem aproximadamente entre 0,89 e 5,25 kHz, ao passo que a frequência dominante está aproximadamente entre 1,03 e 4,13 kHz (Figura 44 – B). O canto não apresenta modulação de frequência.

Os parâmetros acústicos apresentados por ABRUNHOSA (2001) para a vocalização de anúncio de *Scinax eurydice* foram diferentes dos aqui apresentados, principalmente quanto à duração e espaçamento entre os cantos e número de notas. Já a análise dos parâmetros realizados por POMBAL *et al.* (1995) para esta espécie foram semelhantes aos encontrados no presente estudo. Apesar da vocalização utilizada no presente estudo poder estar um pouco saturada, ainda assim é necessário que se faça uma revisão taxonômica mais apurada da espécie registrada neste trabalho.

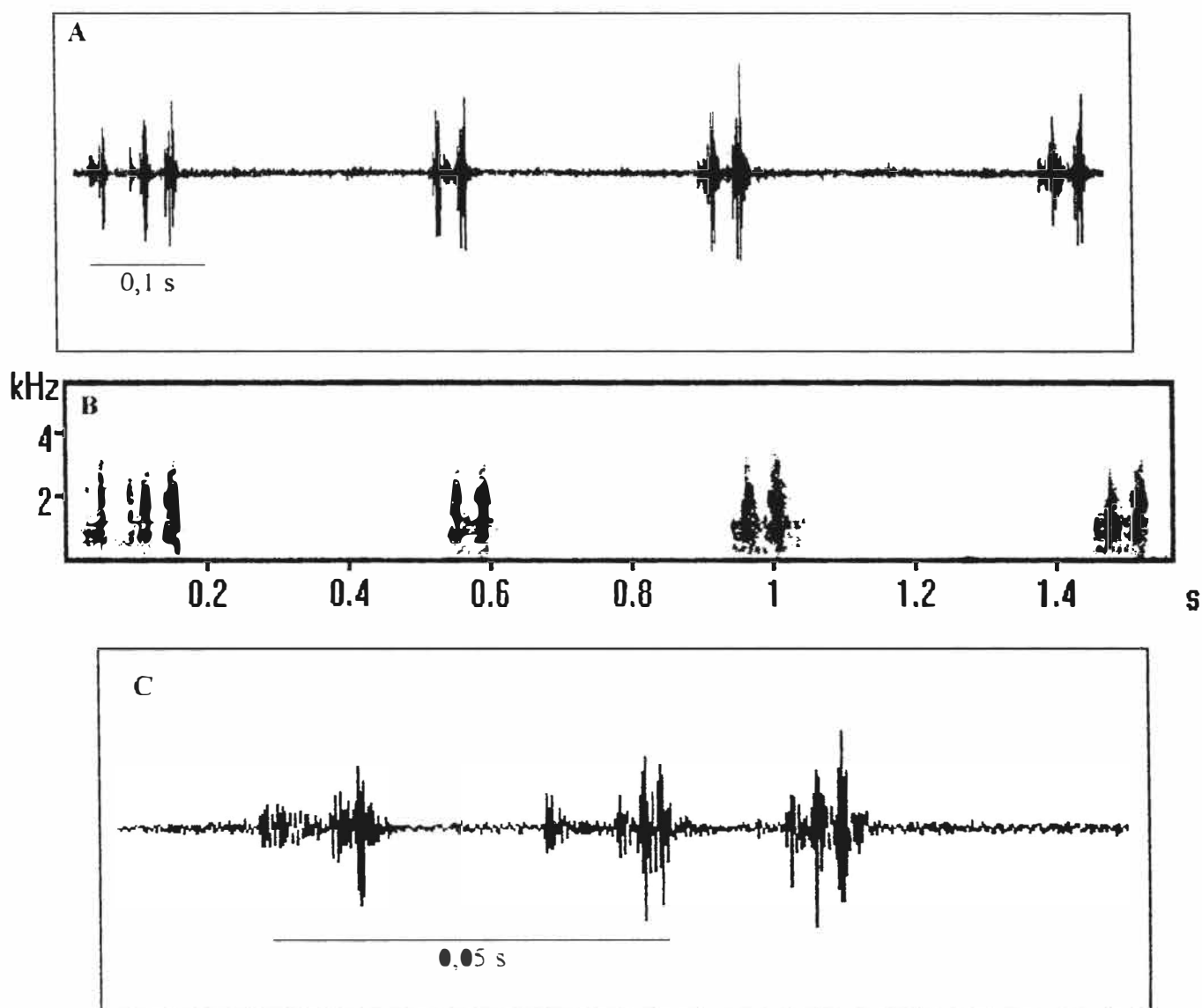


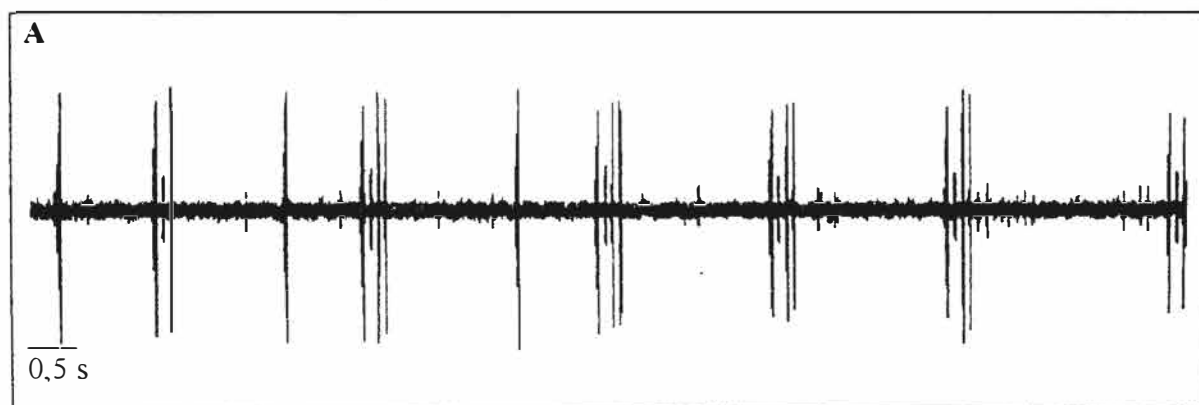
Figura 44: Canto de anúncio de *Scinax* aff. *eurydice*, temperatura do ar 23,3°C e da água 21,8°C: (A) oscilograma com dois cantos (primeiro com uma nota e segundo com três notas); (B) sonograma do canto apresentado na letra A; (C) oscilograma do primeiro canto apresentado em A, mostrando a estrutura de pulsos.

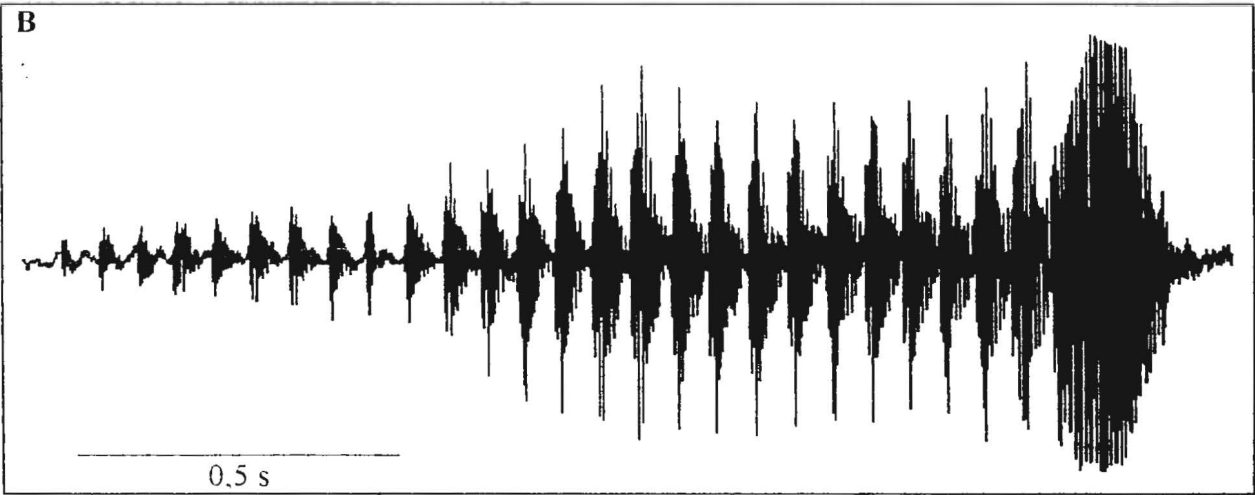
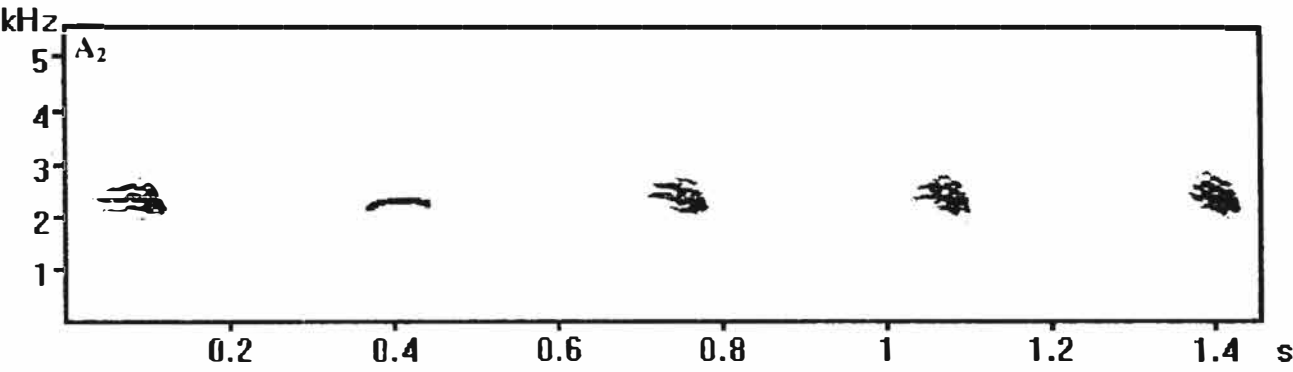
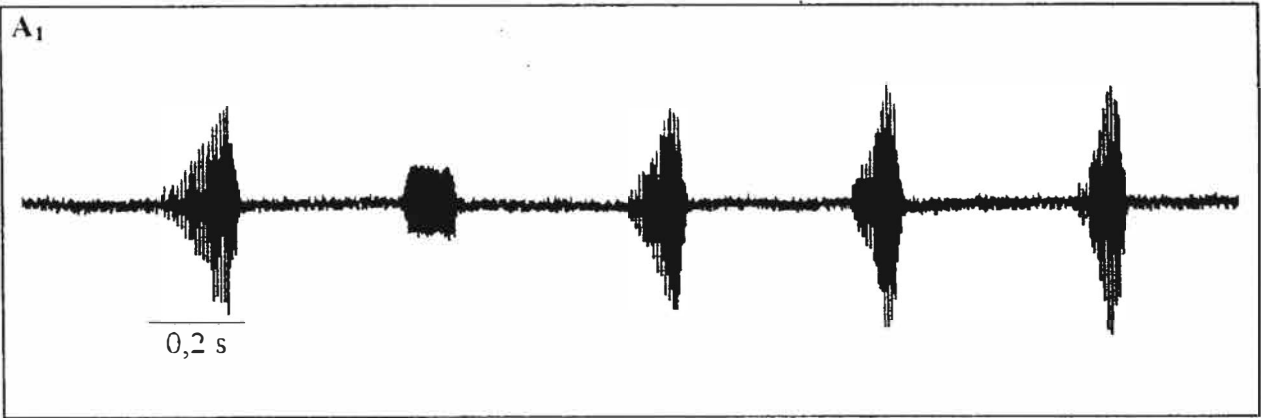
Hyla minuta

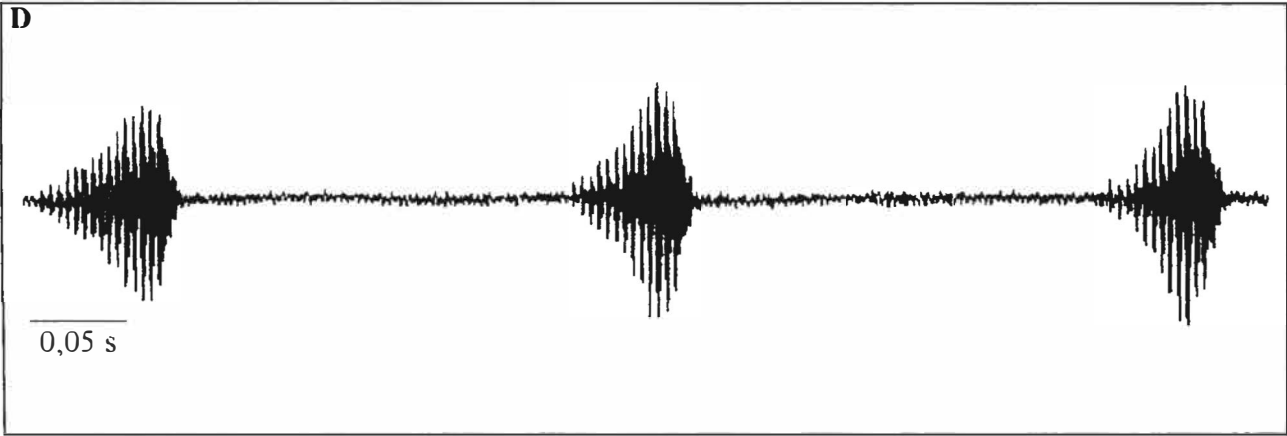
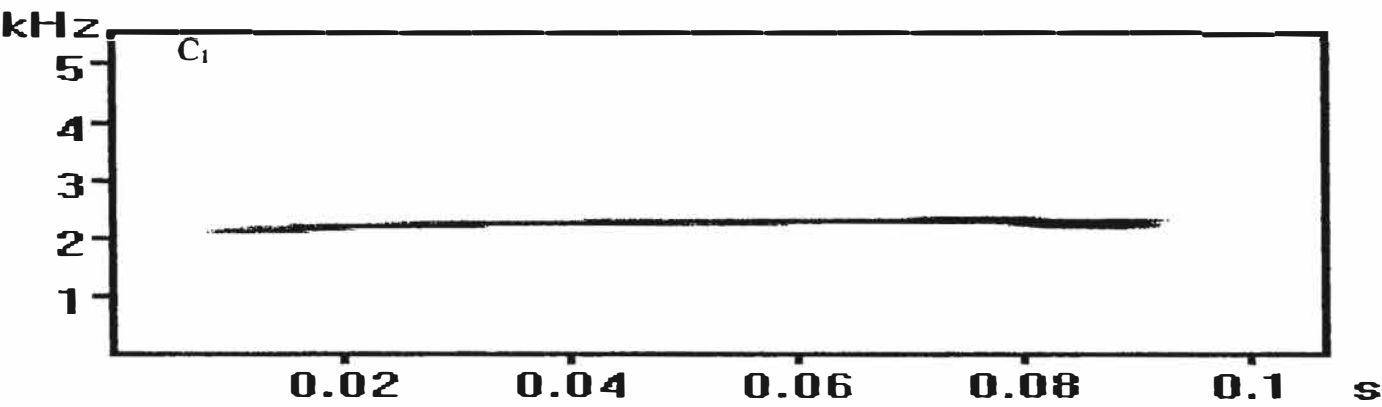
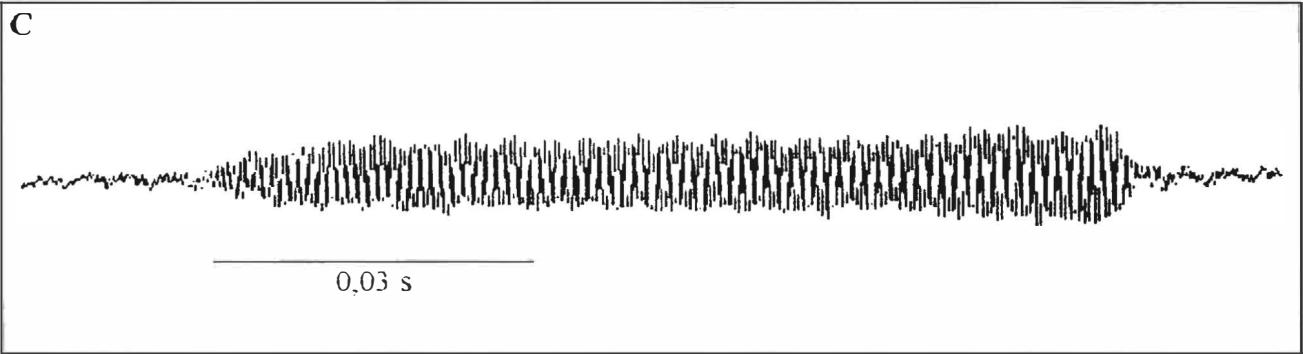
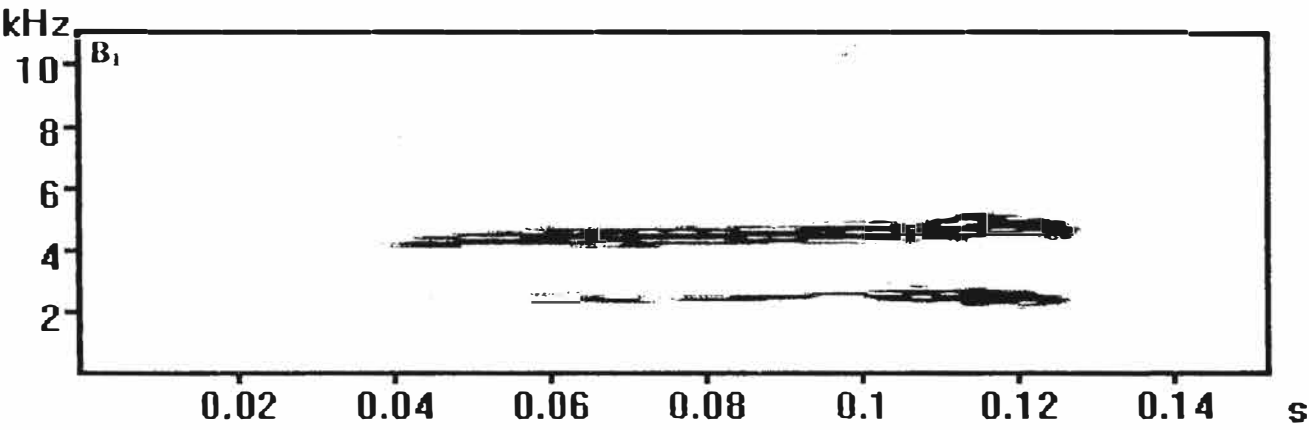
A vocalização de anúncio desta espécie apresenta três tipos de notas distintas, podendo ser chamadas de A, B e C (CARDOSO & HADDAD, 1984; HADDAD, 1987). No presente estudo foram registrados diferentes cantos, sendo verificada a emissão de cantos com notas isoladas do tipo A e cantos que apresentavam os três tipos de notas, podendo sofrer variação no número de notas do tipo C. Na área de estudo, um mesmo indivíduo podia emitir desde uma sequência de cantos contendo apenas notas isoladas do tipo A, até sequências de cantos mais complexos, que envolviam a emissão de cantos contendo apenas notas do tipo A e cantos que compreendiam os três tipos de notas, sem, no entanto, ter sido observado um padrão para a emissão dessas vocalizações de anúncio. De forma geral, para a população estudada na lagoa da região da Lapinha, as notas do tipo A foram mais frequentes nas vocalizações registradas e analisadas ($n = 55$ cantos). Foram analisadas 81 notas, sendo 54,3% do tipo A, 14,8% do tipo B e 30,9% do tipo C. O canto de anúncio de *H. minuta* consiste de uma a cinco notas ($\bar{x} = 2,25 \pm 1,67$ notas) (Figura 45 – A / A₁ / A₂), com duração média de $0,56 \pm 0,54$ s e espaçamento médio de $5,17 \pm 2,23$ s ($n = 55$ cantos) e a frequência está localizada aproximadamente entre 2,23 e 6,0 kHz. Para os cantos de nota única, esta é do tipo A (Figura 45 – B), que pode ser emitida isoladamente ou também pode ser introdutória de séries contendo três ou cinco notas; neste caso, são de menor duração, seguidas de notas dos tipos B e C, às vezes repetindo esta última uma ou duas vezes. As notas do tipo A são multipulsionadas, sendo que o último pulso é mais longo que os demais (ver Figura 45 – B) e possui duração média de $0,16 \pm 0,02$ s ($n = 44$ notas). O espaçamento médio entre os cantos com notas isoladas do tipo A é de $2,3 \pm 2,01$ s ($n = 15$ cantos). A estrutura é harmônica e a frequência está localizada aproximadamente entre 2,23 e 6,0 kHz, sendo a fundamental entre 2,33 e 3,28 kHz e a frequência dominante entre 3,96 e 5,17 kHz (Figura 45 – B₁). As notas do tipo B têm duração aproximada de $0,09 \pm 0,003$ s ($n = 12$ notas), apresentam pulsos agrupados (Figura 45 – C), e sua estrutura possui frequência dominante entre 3,1 e 3,51 kHz (Figura 45 – C₁). O harmônico que aparece no sonograma da nota do tipo B provavelmente é um artefato. As notas do tipo C podem variar de uma a três ($\bar{x} = 2,14 \pm 0,69$ notas) e, assim como as notas do tipo A, possuem estrutura multipulsionada e harmônica, porém são de curta duração. Possuem duração média de $0,08 \pm 0,01$ s e espaçamento médio de $0,25 \pm 0,01$ s ($n = 25$ notas) (Figura 45 – D).

A frequência fundamental está aproximadamente entre 2,23 e 3,08 kHz, ao passo que a dominante ocupa aproximadamente a faixa entre 3,16 e 3,51 kHz (Figura 45 - D₁). As notas do tipo A e C apresentam modulação de frequência ascendente.

Na época em que os indivíduos em atividade de vocalização de *H. minuta* foram observados agregados e muito ativos, alterações na estrutura e frequência de emissão das notas eram comumente registradas. Em uma ocasião, foi observada e registrada intensa interação entre cinco machos, ocupando sítios de vocalização muito próximos entre si, que vocalizavam ativamente, sem nenhuma ordem ou estrutura semelhante àquela anteriormente descrita. De forma geral, nesta interação os machos emitiam cantos de até sete notas, podendo apresentar duas a três introdutórias semelhantes às do tipo B, seguidas por notas similares do tipo A e C ou uma sequência de notas ligeiramente similares às do tipo A. Entre estes cinco machos, dois foram observados em interação agressiva, onde um macho, que não emitia vocalização, adotava postura típica de macho satélite (ver HADDAD, 1991, 1991a). Estes dois indivíduos ocupavam o mesmo sítio de vocalização, sendo observado que o macho ativo se posicionou de frente ao provável macho satélite e iniciou uma sequência de cantos, com mescla de notas semelhantes e distintas das dos tipos A, B e C, sendo que ao final desta sequência de cantos, o suposto macho satélite foi expulso do sítio que ocupava após a emissão de um vigoroso canto composto por aproximadamente 15 notas com estrutura, frequências e intensidades alteradas. Toda esta interação acústica se encerrou após a “fuga” deste suposto macho satélite. Apesar da grande interação acústica, não foi observado nenhuma interação ou combate físico. Todavia, segundo POMBAL (1995), machos de *H. minuta* são territoriais, sendo frequentes combates físicos (veja encontros agonísticos em CARDOSO & HADDAD, 1984).







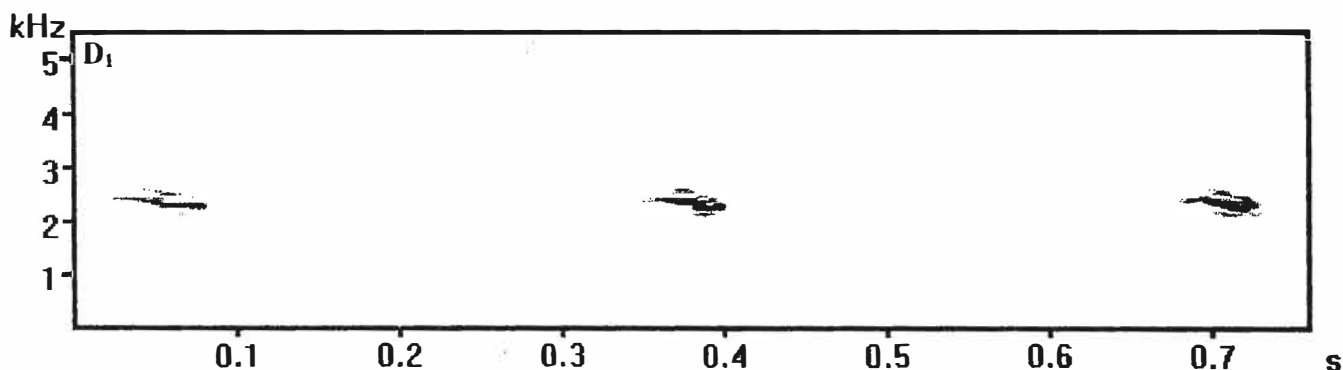
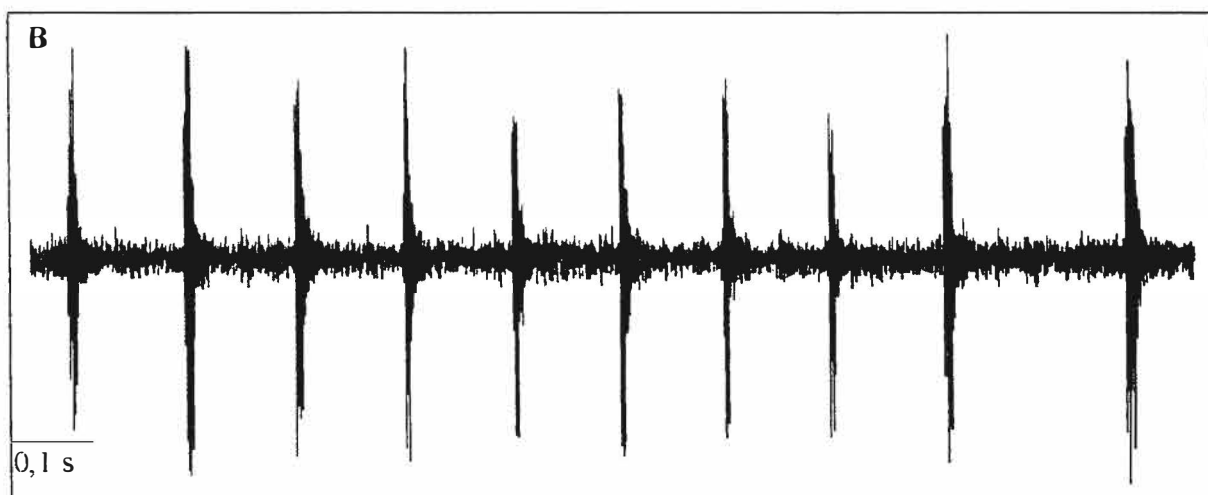
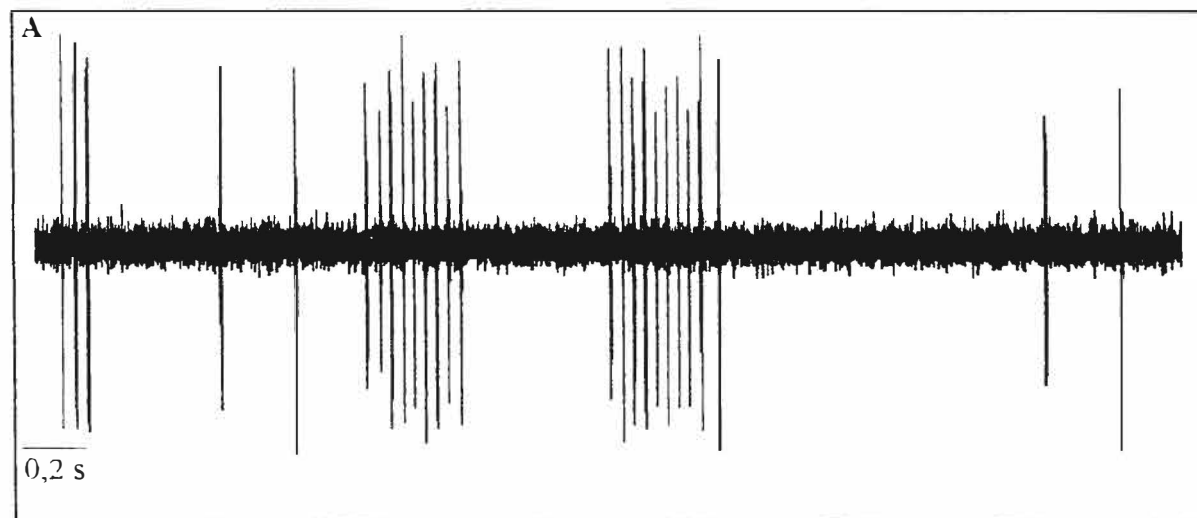


Figura 45: Canto de anúncio de *Hyla minuta*, temperatura do ar 19,1°C e da água 22,3°C: (A) oscilograma de uma sequência com nove cantos; (A₁) oscilograma de um canto com cinco notas, sendo uma do tipo A, introdutória, seguida por uma do tipo B e três do tipo C; (A₂) sonograma do canto apresentado em A₁; (B) oscilograma de um canto com uma nota isolada do tipo A; (B₁) sonograma do canto apresentado em B; (C) oscilograma de uma nota do tipo B; (C₁) sonograma da nota apresentada em C; (D) oscilograma com três notas do tipo C; (D₁) sonograma das notas apresentadas em D.

Hyla rubicundula

A vocalização do canto de anúncio de *H. rubicundula* foi descrita por CARDOSO & VIELLIARD (1985), também com base em populações topotípicas. No presente estudo, foram registrados dois tipos distintos de canto para esta espécie na sua localidade-tipo, sendo um de anúncio e outro aqui interpretado como canto de soltura. O canto de anúncio consiste de uma a dez notas (Figura 46 – A) ($\bar{x} = 2,12 \pm 1,89$ notas), com duração média de $0,209 \pm 0,335$ s e o intervalo médio entre elas de $1,53 \pm 1,756$ s ($n = 47$ cantos). Para cantos com mais de uma nota, a duração média das notas é de $0,032 \pm 0,07$ s e o espaçamento médio entre elas é de $0,2 \pm 0,05$ s ($n = 231$ notas) (Figura 46 – B). O oscilograma de uma nota (Figura 46 – D) mostra que os pulsos apresentam-se agrupados. Os cantos apresentam modulação de frequência ligeiramente descendente. Contudo, este padrão pode sofrer algumas variações, apresentando cantos, em menor proporção, com modulação ligeiramente ascendente ou até mesmo ausente. A estrutura é harmônica, com frequência total variando de 0,39 a 4,0 kHz, com frequência fundamental entre 0,39 e 1,55 kHz, e frequência dominante entre 3,1 e 3,8 kHz, correspondendo ao segundo harmônico (Figura 46 – C). Em uma única medida a taxa de emissão de cantos foi de 25 por minuto.

O canto de soltura foi emitido por um macho de *H. rubicundula* ao ser amplexado por um macho de *H. minuta*, enquanto estes estavam acondicionados em sacos plásticos, após terem sido capturados com a finalidade de constituírem espécimes testemunhos. Este canto é constituído por uma nota multipulsionada curta e simples (ver Figura 47 – A), com duração média de $0,04 \pm 0,003$ s ($n = 14$ notas, sendo uma por canto). O intervalo entre os cantos é de $0,66 \pm 0,24$ s ($n = 14$ cantos), mas há um espaçamento maior entre o primeiro canto e os demais (ver Figura 47 – A). A frequência dominante está entre 2,6 e 3,9 kHz. O canto não apresenta modulação de frequência. A Figura 47 (C) mostra que os pulsos apresentam-se agrupados.



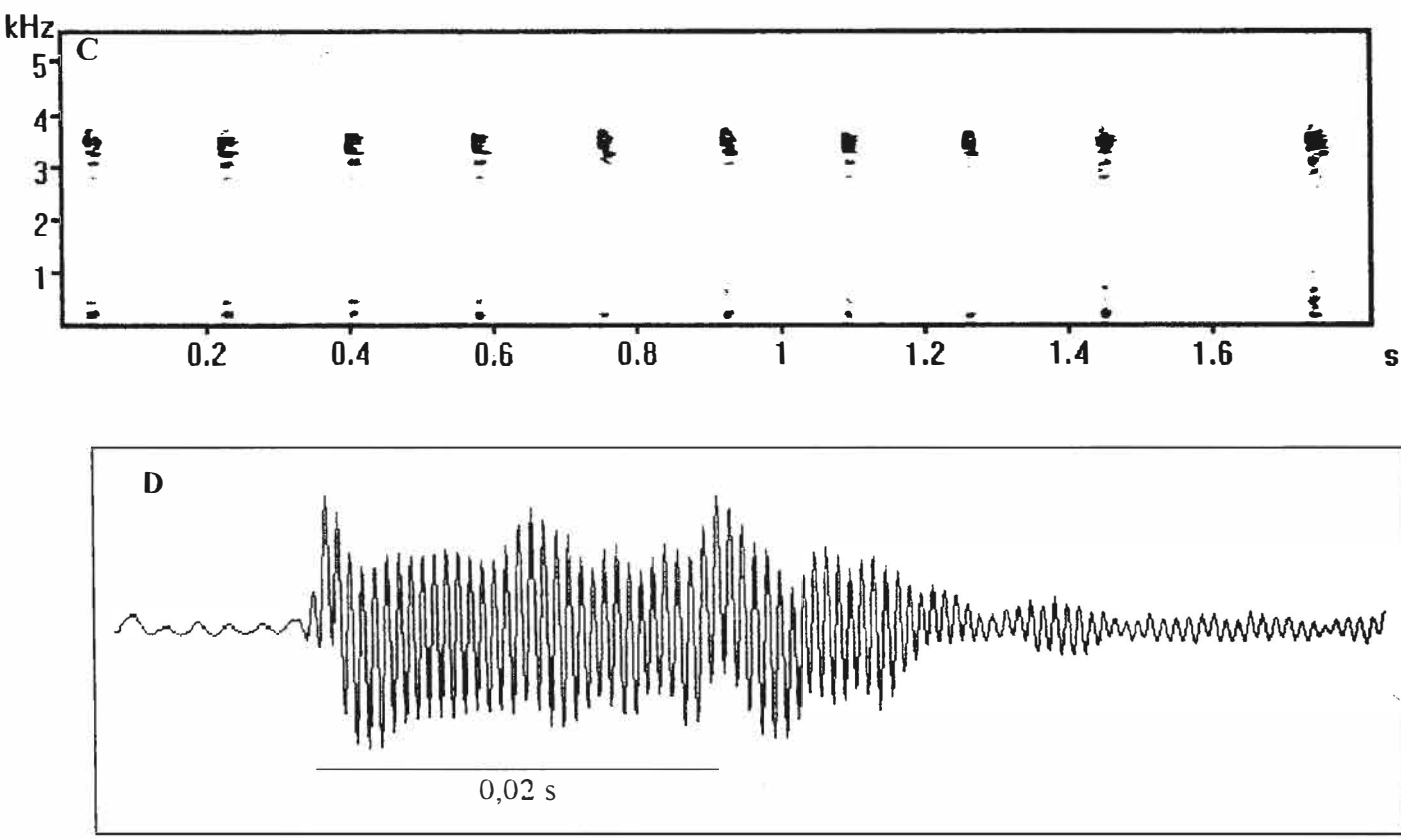
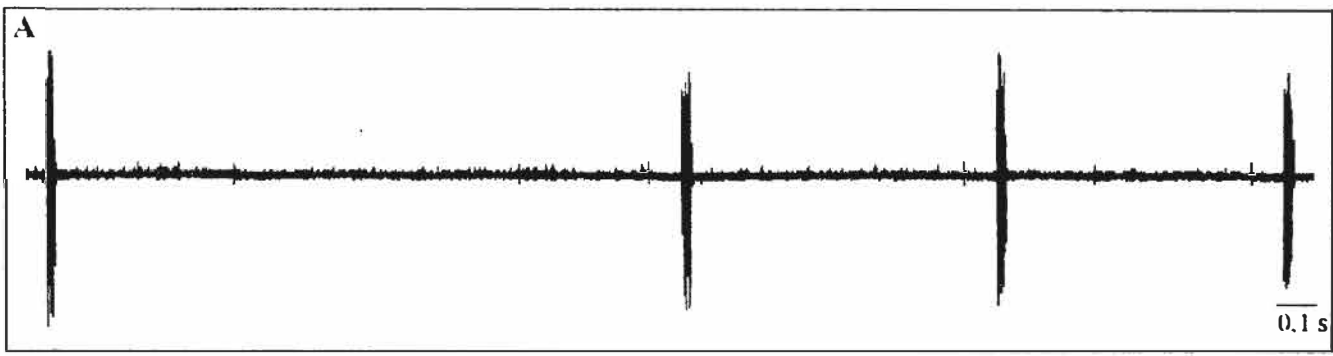


Figura 46: Canto de anúncio de *Hyla rubicundula*, temperatura do ar 25,5°C e da água 28,9°C: (A) oscilograma com sete cantos, contendo, respectivamente, 3, 1, 1, 9, 10, 1 e 1 notas; (B) oscilograma de um canto com dez notas apresentado em A; (C) sonograma do canto apresentado em B; (D) oscilograma de uma nota do canto.



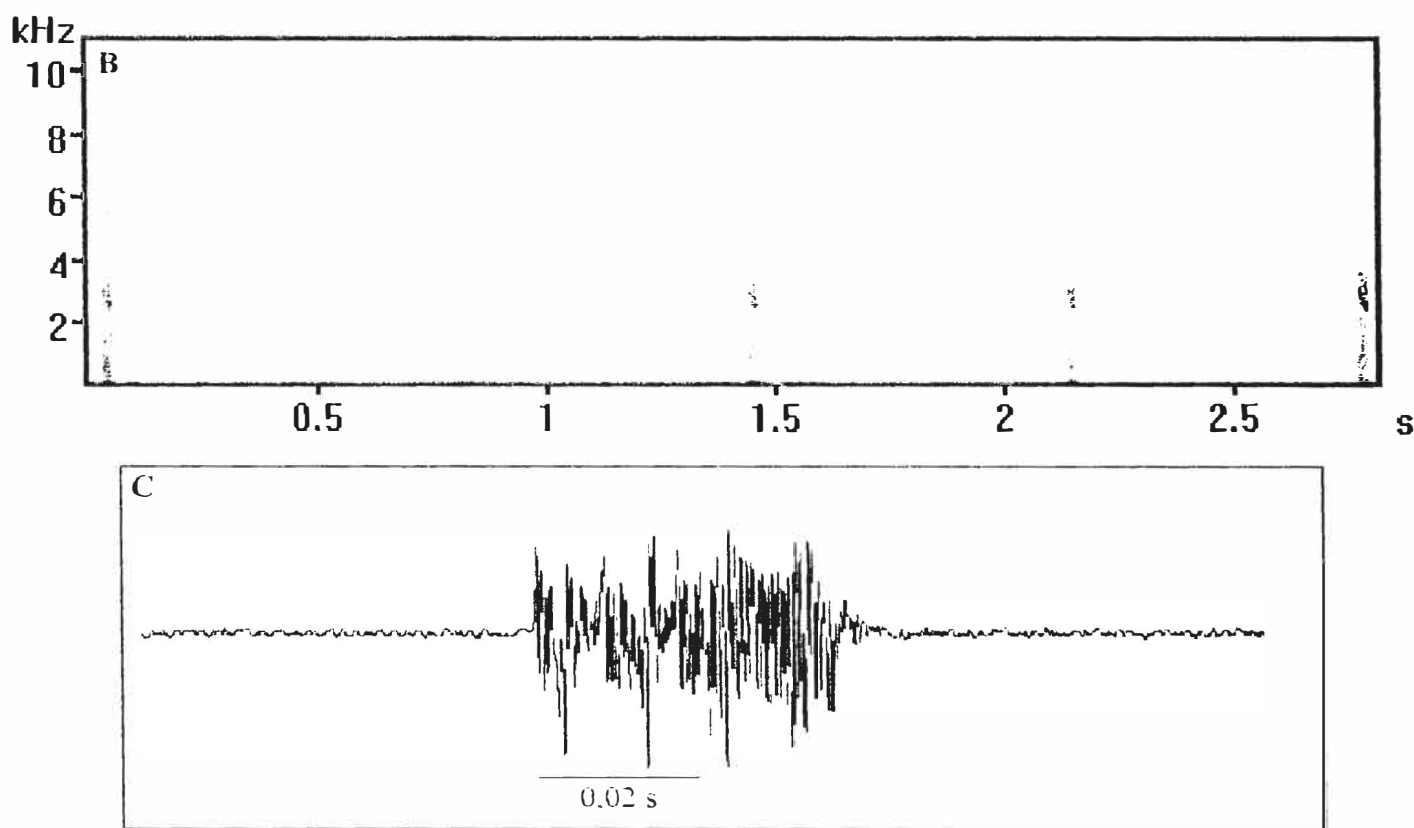


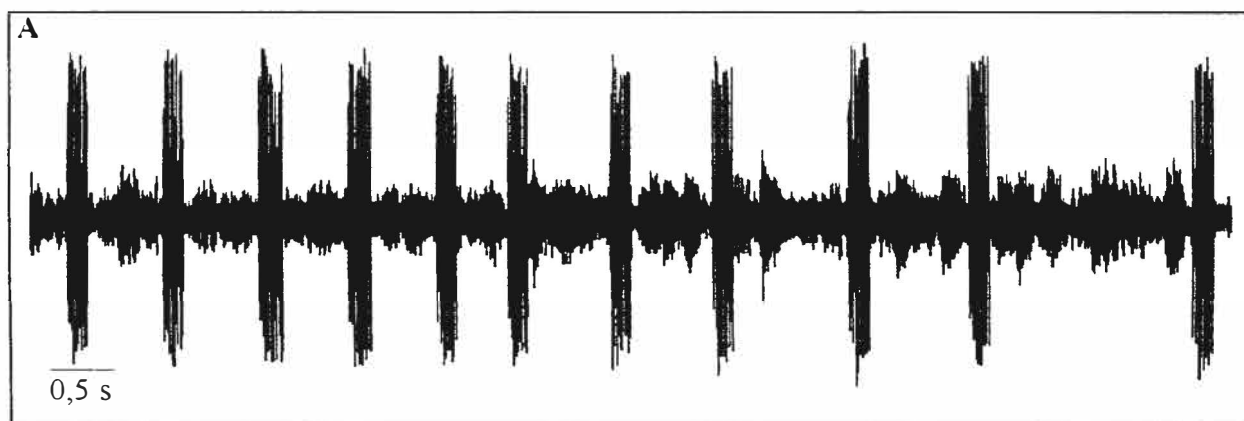
Figura 47: Canto de soltura de *Hyla rubicundula*, temperatura do ar 23,7°C e da água 27,5°C: (A) oscilograma com quatro cantos, ressaltando o maior intervalo de tempo entre o primeiro canto e os outros três; (B) sonograma dos cantos apresentado em A; (C) oscilograma de um canto.

No presente estudo, alguns parâmetros apresentaram diferenças em relação àqueles descritos por CARDOSO & VIELLIARD (1985). Estes autores encontraram ritmo de emissão de duas a seis notas, sendo mais freqüente o agrupamento em série de duas, embora o agrupamento de quatro notas em uma única série envolvesse o maior número das notas emitidas, sendo constituídas por três ou quatro pulsos iguais, emitidos entre 2,7 e 4,4 kHz. As análises das vocalizações aqui apresentadas mostram ritmo de emissão de uma a dez notas, sendo as séries de uma nota as mais freqüentes, que apresentam pulsos agrupados, emitidos entre 0,39 e 4,0 kHz. Além disso, a estrutura harmônica aqui encontrada não foi verificada no trabalho de CARDOSO & VIELLIARD (1985), embora este padrão harmônico possa ser resultado de artefatos metodológicos. Em relação aos demais parâmetros, não foram encontradas variações significativas.

Pelo fato das populações analisadas no presente estudo e no trabalho de CARDOSO & VIELLIARD (1985) serem topotípicas, talvez as diferenças metodológicas possa ser uma das responsáveis pelas variações nos parâmetros acústicos observados para *H. rubicundula*.

Scinax fuscovarius

Para esta espécie foram obtidos 25 cantos de três indivíduos distintos, que vocalizavam próximo ou no chão ou empoleirados, em pontos diferentes da lagoa. O canto de anúncio é composto de oito ou nove notas ($\bar{x} = 8,28 \pm 0,46$; $n = 207$ notas). A duração do canto é de $0,28 \pm 0,02$ s, com espaçamento de $1,23 \pm 0,46$ (n = 25 cantos) (Figura 48 – A). As notas têm duração de $0,026 \pm 0,002$ s e espaçamento de $0,01 \pm 0,002$ s (Figura 48 – B). A Figura 48 – C mostra que os pulsos são agrupados. O canto apresenta estrutura harmônica e a frequência ocupa faixa de cerca de 0,3 a 4,6 kHz. A frequência dominante ocupa faixa entre 0,86 e 3,3 kHz (Figura 48 – D). O canto não apresenta modulação de frequência. A análise da vocalização de *S. fuscovarius* realizada por POMBAL *et al.* (1995) difere da apresentada no presente estudo principalmente na estrutura multipulsionada das notas analisadas por POMBAL *et al.* (1995), que apresentam de dois a quatro pulsos, e quanto à frequência total, que segundo as análises realizadas por POMBAL *et al.* (1995) da vocalização de machos gravados na Serra do Japi, São Paulo, variou de 0,3 a 8,0 kHz, enquanto as faixas de frequência ocupadas pelas vocalizações analisadas no presente estudo estão entre 0,3 e 4,6 kHz.



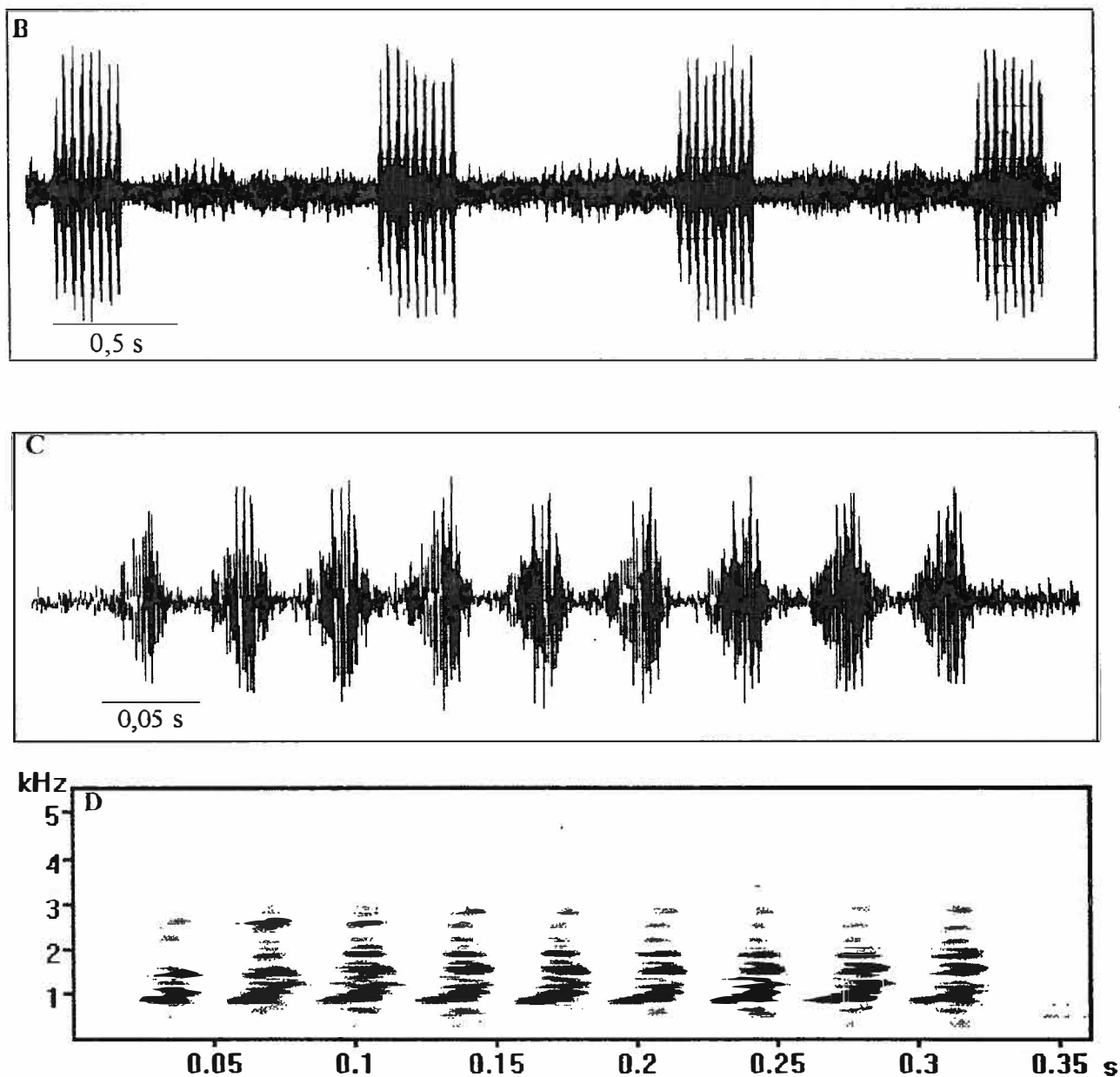


Figura 48: Canto de anúncio de *Scinax fuscovarius*, temperatura do ar 17°C e da água 20,5°C: (A) oscilograma com uma sequência de onze cantos; (B) sonograma de quatro cantos isolados; (C) oscilograma de um canto com nove notas, mostrando os pulsos agrupados; (D) sonograma do canto apresentado em C.

Hyla faber

Para esta espécie foram obtidas duas seqüências de cantos de anúncio de dois machos distintos. O canto de anúncio de *Hyla faber* é composto por uma nota simples, com duração média de $0,09 \pm 0,07$ s e espaçamento médio de $0,36 \pm 0,4$ s ($n = 88$ cantos) (Figura 49 X – A).

O canto não apresenta modulação de frequência e ocupa faixa entre 0,69 e 2,0 kHz. A frequência dominante encontra-se entre 1,03 e 1,55 kHz (Figura 49 – B). O oscilograma da nota simples do canto (Figura 49 – C) mostra que os pulsos encontram-se agrupados. Embora não tenham sido observados machos em comportamento típico de macho satélite para esta espécie no presente estudo, POMBAL (1995) observou, em três ocasiões, possíveis machos satélites em *H. faber*, sendo que em uma delas havia dois possíveis machos satélites para um macho cantor e ainda, em outra ocasião, o par satélite-cantor formou-se após combate físico.

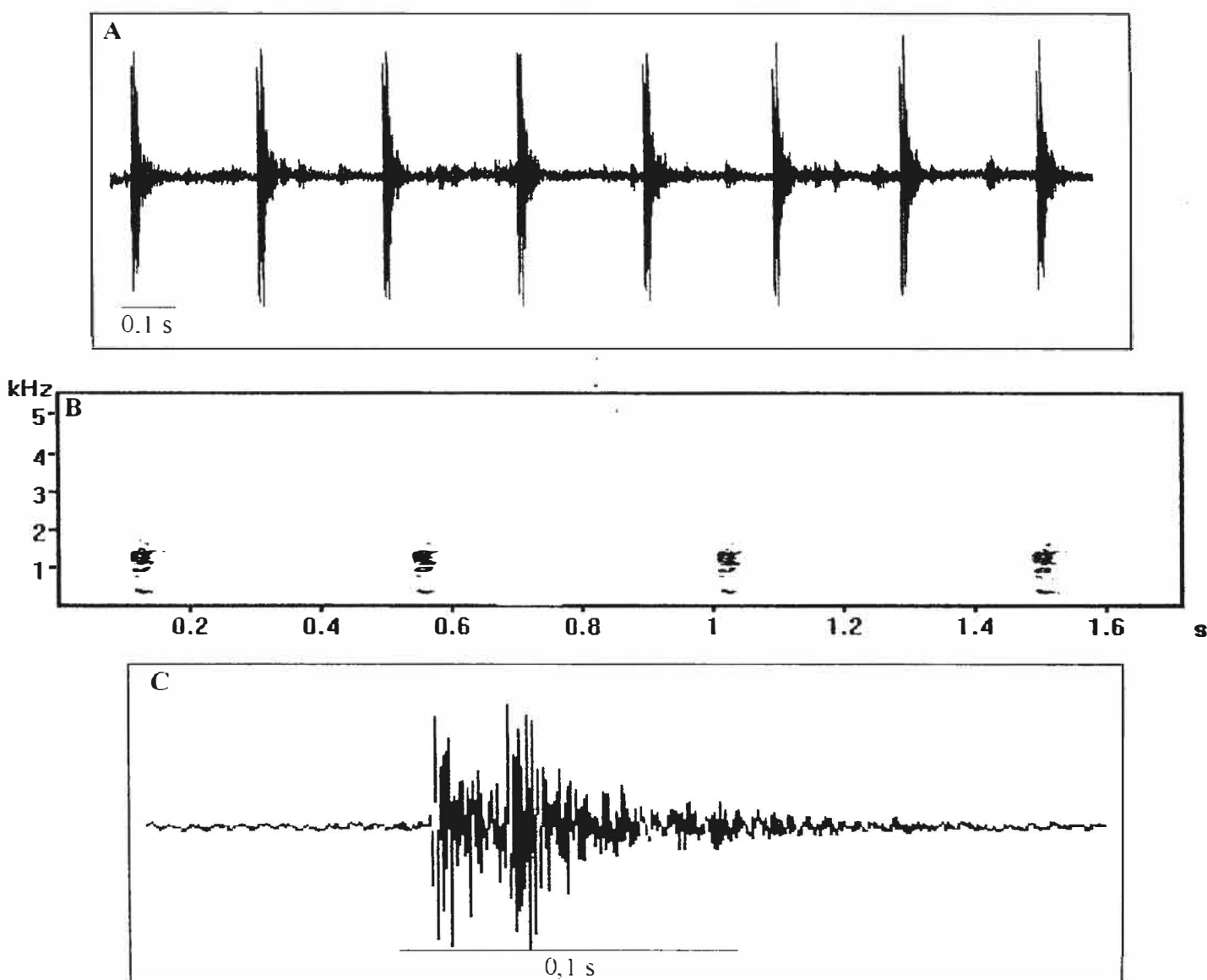


Figura 49: Canto de anúncio de *Hyla faber*, temperatura do ar 24,5°C e da água 29°C: (A) oscilograma com uma sequência de oito cantos; (B) sonograma de quatro cantos isolados; (C) oscilograma de um canto, mostrando os pulsos agrupados.

LEPTODACTYLIDAE

Leptodactylus fuscus

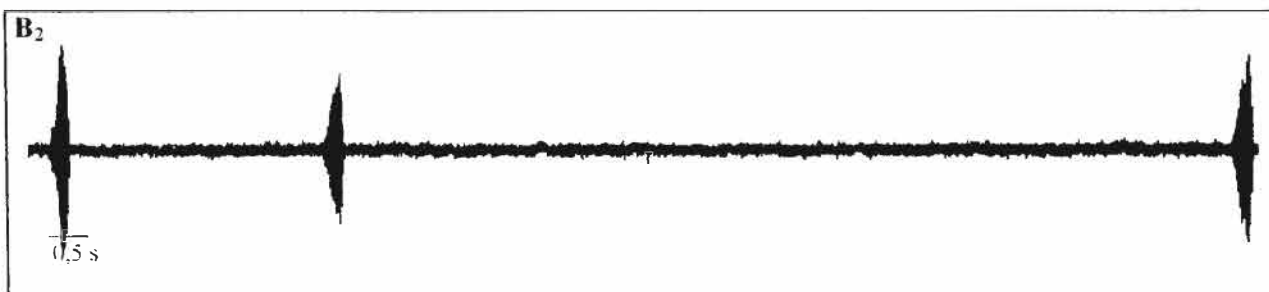
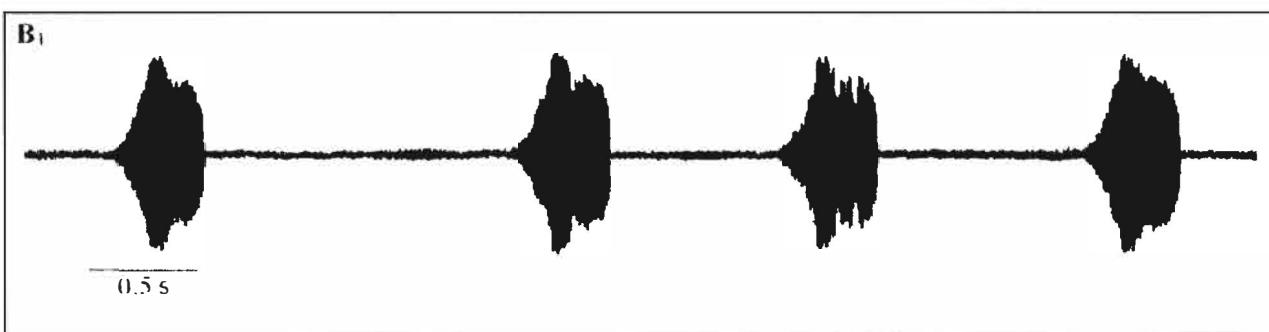
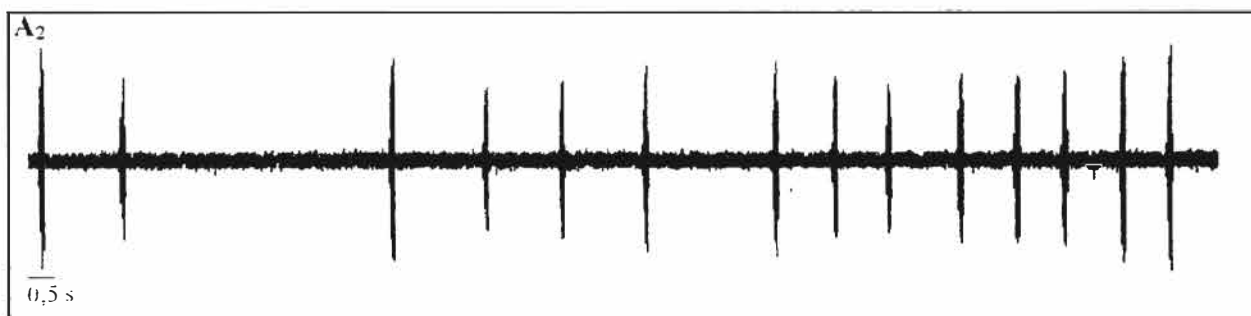
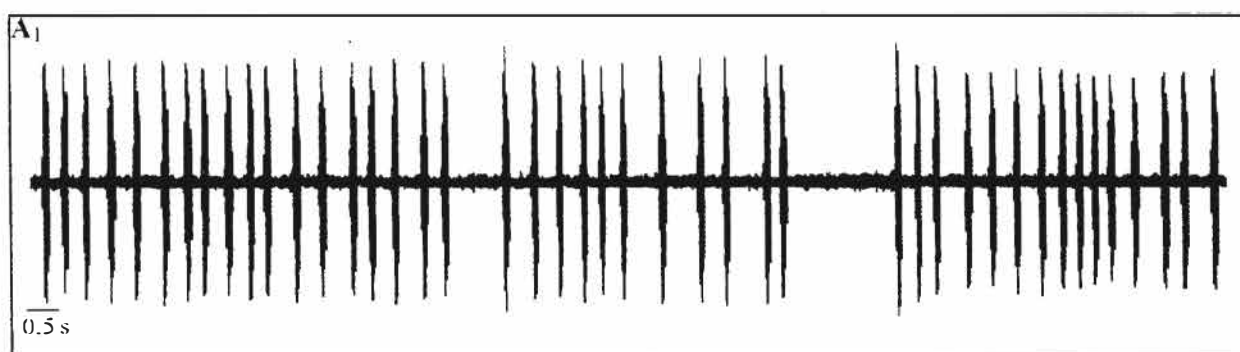
No presente estudo, foram analisados 82 cantos de dois indivíduos com tamanhos diferentes e em temperaturas do ar e da água muito distintas. Houve diferença considerável nos principais parâmetros acústicos analisados para o canto de anúncio destes dois espécimes, que em parte se assemelham aos padrões encontrados por BARRIO (1965) e STRAUGHAN & HEYER (1976) (veja adiante), mas alguns parâmetros apresentaram grande variação. Desta forma, as vocalizações serão apresentadas separadamente.

A primeira sequência de 57 cantos foi registrada para um indivíduo com CRC (comprimento rostro-cloacal) de 44,9 mm, à temperatura do ar de 24°C e da água de 26,7°C. O canto de anúncio consistiu de uma nota multipulsionada por canto, com duração média de $0,35 \pm 0,01$ s e espaçamento médio de $0,96 \pm 0,7$ s ($n = 57$) (Figura 50 - B₁). O oscilograma de uma nota (Figura 50 - D₁) mostra que os pulsos são agrupados. O canto apresenta modulação de frequência ascendente e estrutura harmônica (Figura 50 - C₁). A frequência fundamental ocupa faixa entre 0,8 e 2,28 kHz e o segundo harmônico entre 1,65 e 4,5 kHz. A frequência dominante encontra-se no primeiro harmônico, entre 0,9 e 2,28 kHz. A taxa de repetição foi de 45/min.

Para o segundo indivíduo (CRC 37,9mm) foi analisada uma sequência de 25 cantos, à temperatura do ar e da água de 19,1°C e 22,3°C, respectivamente. Este canto de anúncio também consistiu de uma nota multipulsionada por canto, mas com duração média de $0,25 \pm 0,02$ s e espaçamento médio de $3,56 \pm 2,08$ s ($n = 25$) (Figura 50 - B₂). A modulação de frequência do canto também é ascendente e a estrutura é harmônica, porém o segundo harmônico apresenta intensidade de energia muito baixa em relação ao canto do primeiro indivíduo (Figura 50 - C₂). A frequência fundamental ocupa faixa entre 0,9 e 2,3 kHz e o segundo harmônico entre 2,1 e 3,8 kHz. A frequência dominante está entre 1,08 e 2,07 kHz. Os pulsos também apresentam-se agrupados e a taxa de repetição foi de 10/min.

BARRIO (1965) descreveu a vocalização desta espécie (como *L. sibilator*) baseado em espécimes da Província de Chaco, Argentina, e Mato Grosso, Brasil. Em sua descrição, a uma temperatura de 23°C, o canto tinha duração de 0,2 s, com frequência dominante entre 0,8 e 2,8 kHz, harmônicos bem definidos e taxa de repetição de 60 cantos por minuto.

Os cantos analisados por STRAUGHAN & HEYER (1976), de espécimes de Embarcación, Salta, Argentina, à temperatura de 21,3°C, apresentaram características muito similares àquelas descritas por BARRIO (1965): a duração das notas foi de 0,16-0,17 s e variação de frequência entre 0,1 e 2,4 kHz. Segundo STRAUGHAN & HEYER (1976), as estruturas harmônicas que aparecem tanto em seu trabalho quanto na descrição de BARRIO (1965), são artificiais. A estrutura harmônica encontrada no presente estudo, apesar de bem evidente, talvez também possa ter sido gerada artificialmente.



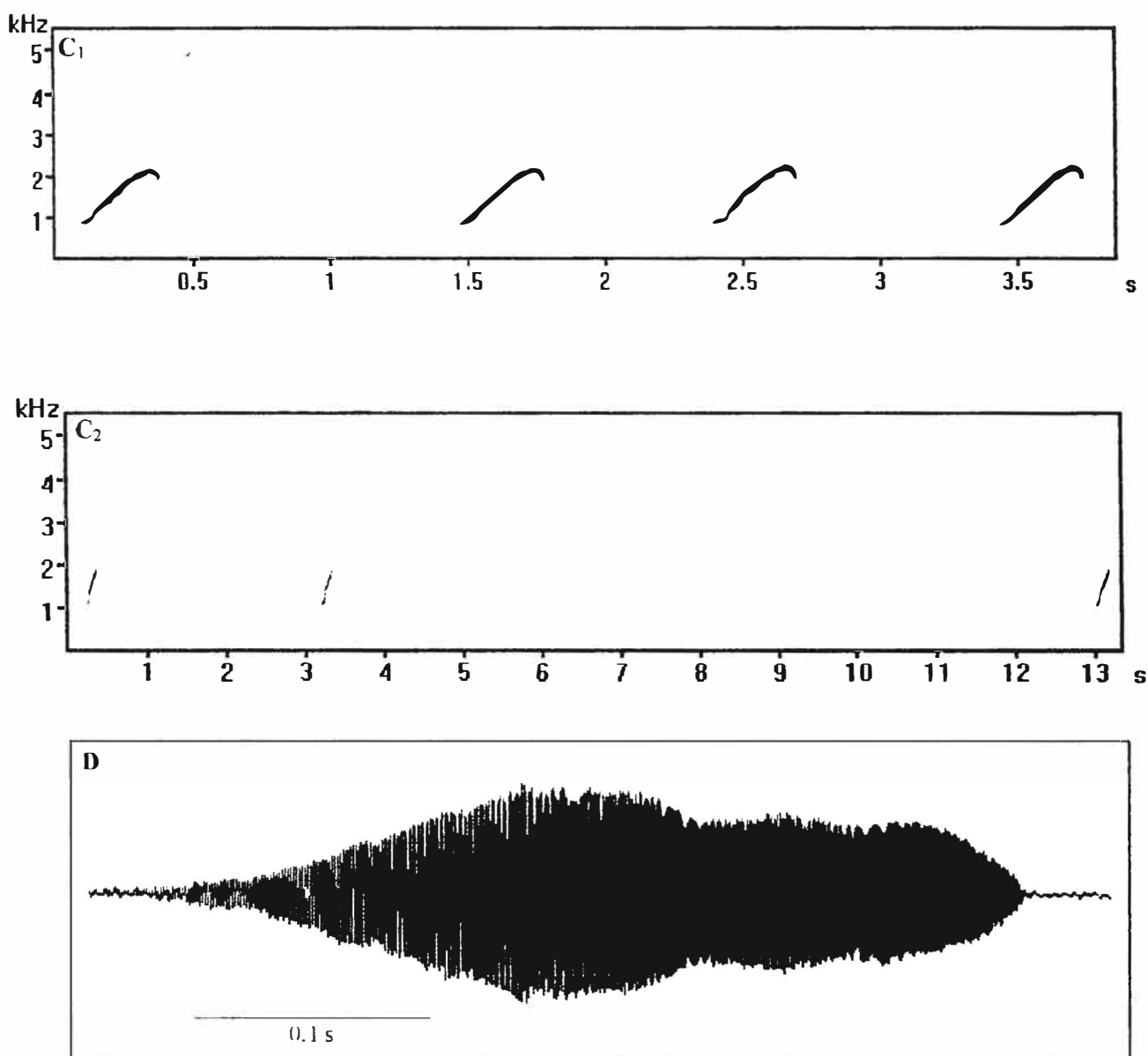
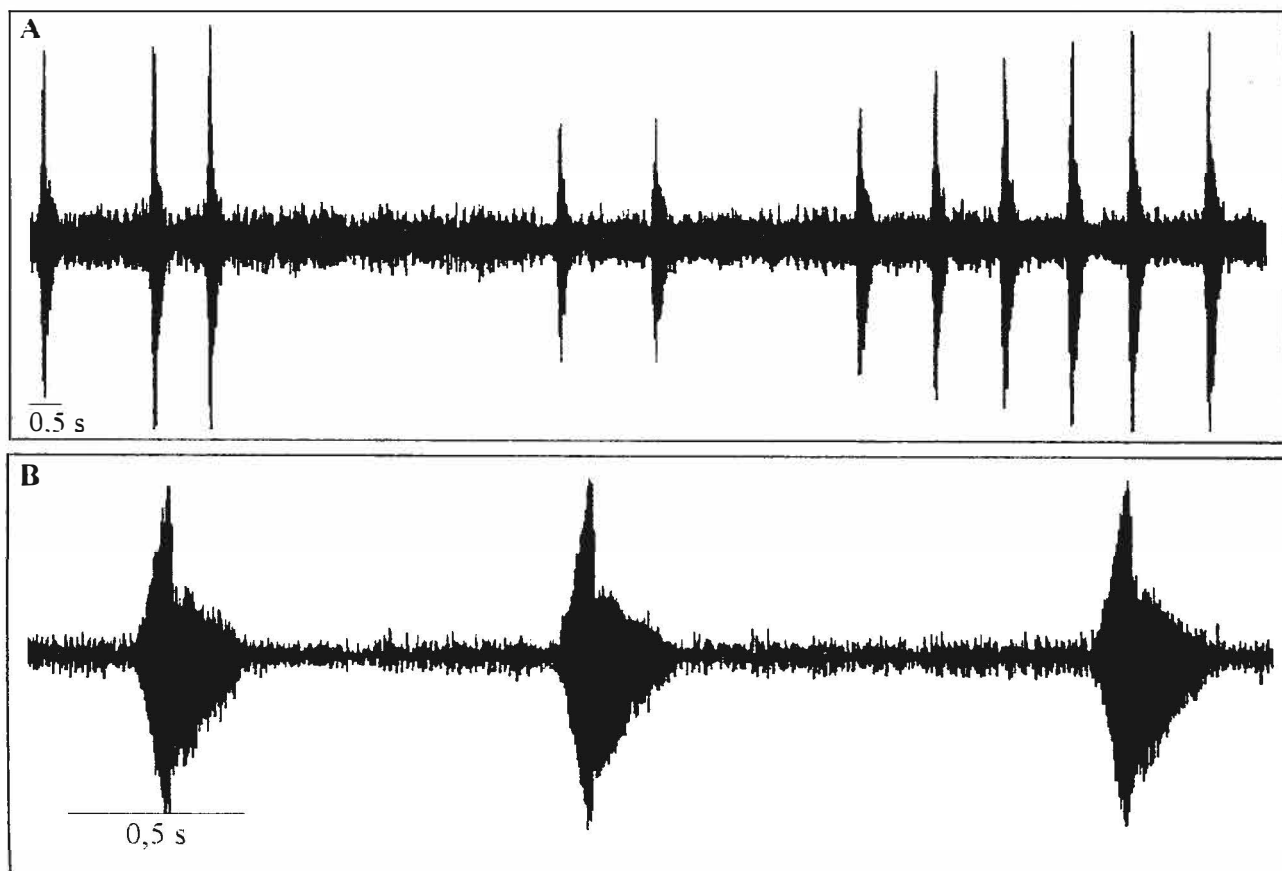


Figura 50: Canto de anúncio de *Leptodactylus fuscus*: 1- indivíduo com CRC = 44,9mm, temperatura do ar 24°C e da água 26,7°C e 2- indivíduo com CRC = 37,9mm, temperatura do ar 19,1°C e da água 22,3°C. (A₁) oscilograma com uma sequência de 45 cantos; (A₂) oscilograma com uma sequência de 14 cantos; (B₁) oscilograma de quatro cantos da sequência apresentada em A₁; (B₂) oscilograma de três cantos apresentados em A₂; (C₁) sonograma do canto apresentado em B₁; (C₂) sonograma do canto apresentado em B₂; (D) oscilograma de uma nota do canto apresentado em A₁.

Physalaemus cuvieri

O canto de anúncio é composto por notas com duração média de $0,21 \pm 0,01$ s ($n = 44$ notas), apresentando grande amplitude no espaçamento entre os cantos, com variação de 0,14 a 4,15 s ($\bar{x} = 0,81 \pm 0,63$, $n = 44$ cantos) (Figura 51 – A e B). Este parâmetro apresentou grande diferença quando comparado àqueles registrados por POMBAL (1995), que observou espaçamento regular entre os cantos. Em ambos os trabalhos, a vocalização em antifonia era conspícua quando dois machos encontravam-se muito próximos e, no presente estudo, *P. cuvieri* ainda podia vocalizar em antifonia com *P. centralis*, quando machos destas espécies apresentavam atividade de vocalização em microhabitats próximos. Comportamento de macho satélite em *P. cuvieri* foi observado por POMBAL (1995), em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, São Paulo. A frequência ocupa faixa entre 0,52 e 2,6 KHz aproximadamente e apresenta estrutura harmônica, com frequência dominante entre 0,76 e 1,12 kHz aparentemente entre o segundo e terceiro harmônicos (Figura 51 - C). O canto apresenta modulação de frequência descendente e os pulsos são agrupados (Figura 51 - D).



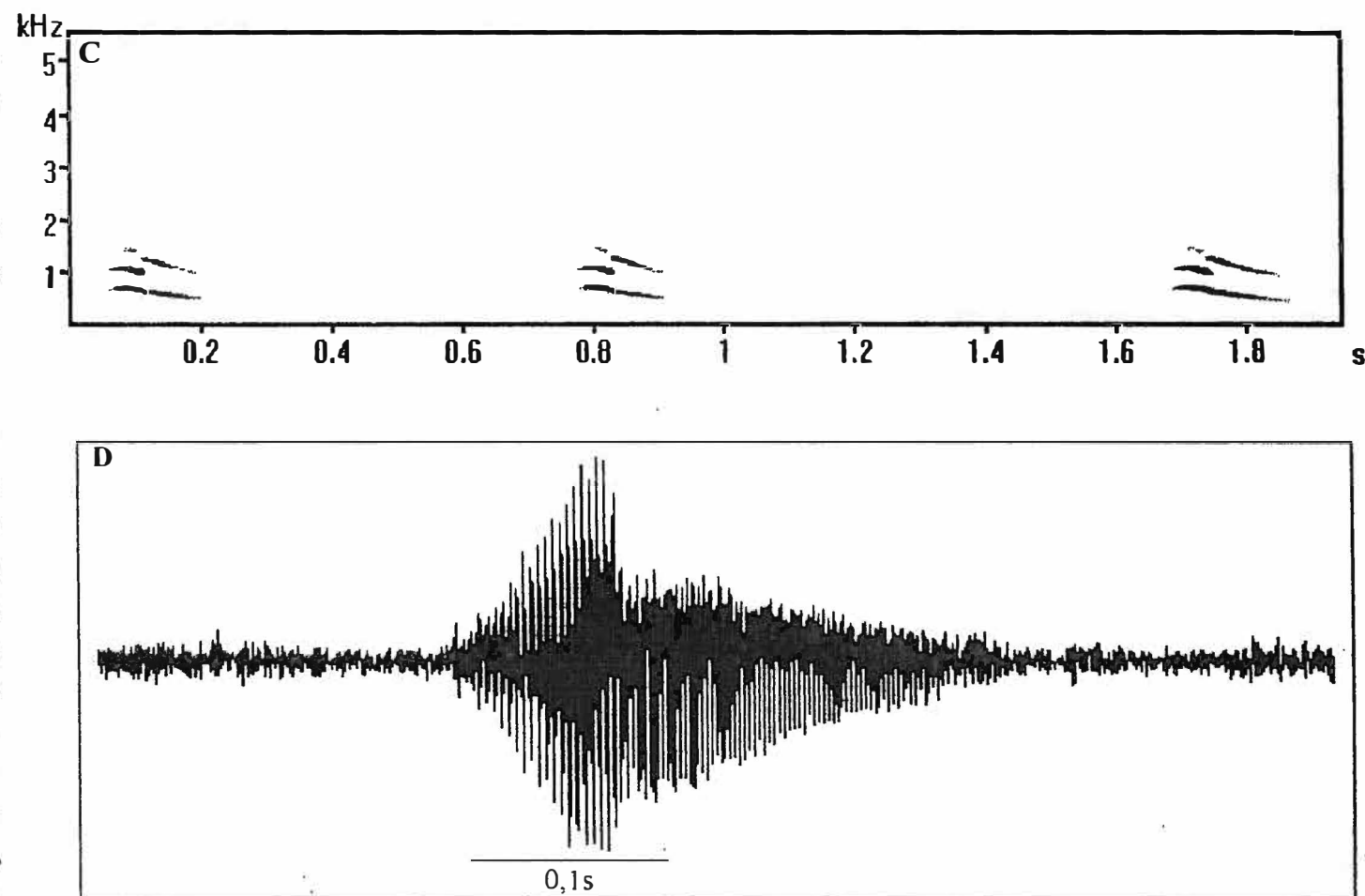
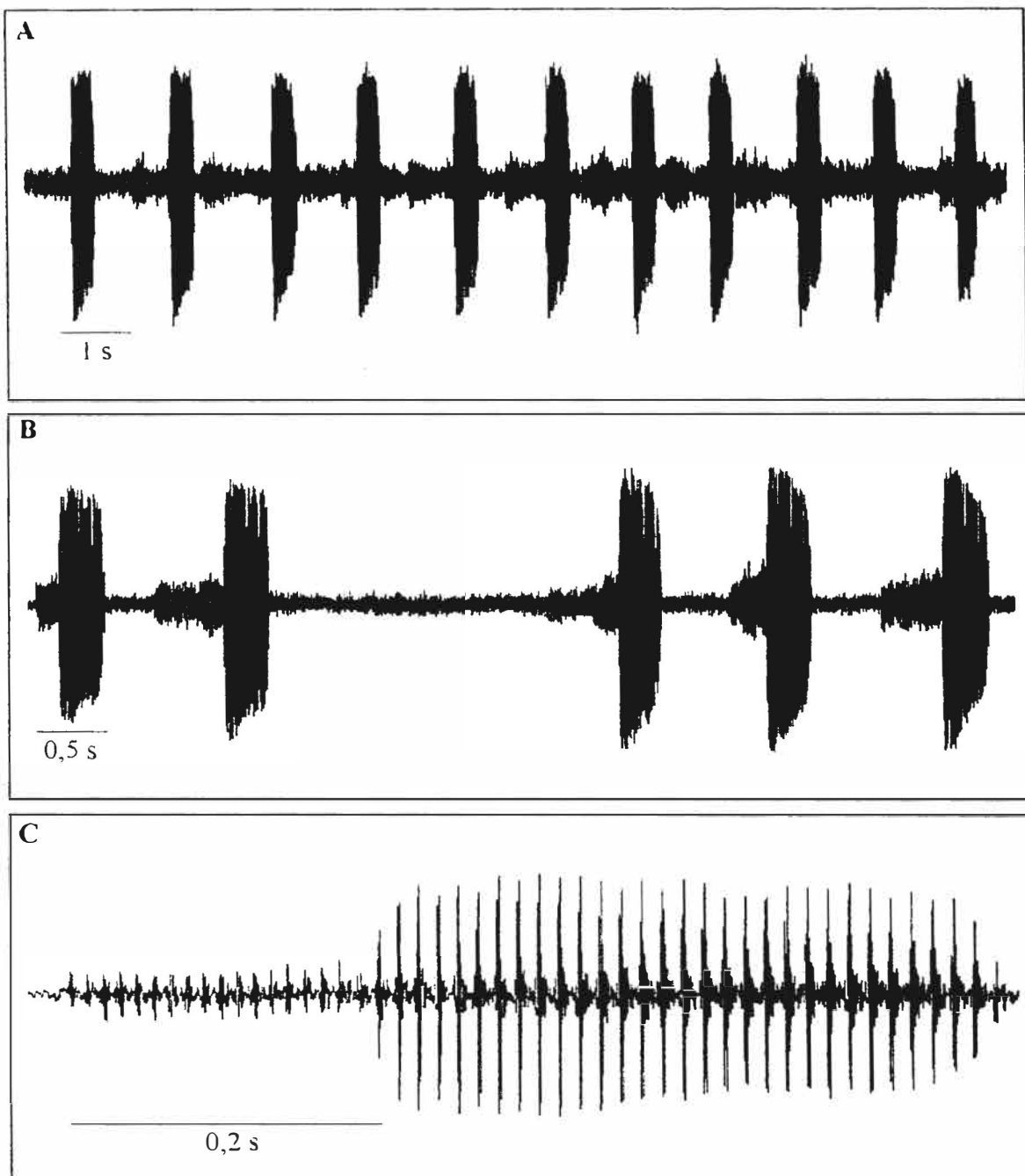


Figura 51: Canto de anúncio de *Physalaemus civieri*, temperatura do ar 17,2°C e da água 20,2°C: (A) oscilograma com onze cantos; (B) oscilograma de três cantos; (C) sonograma dos cantos apresentado em B; (D) oscilograma de um canto apresentado em A.

Physalaemus centralis

Os machos de *P. centralis* foram gravados vocalizando no chão em áreas de charco, nas margens da lagoa, em meio a densa e fechada vegetação rasteira, por vezes cercadas por tufo de vegetação herbácea e arbustiva de alto porte. Foram analisados 56 cantos, de três machos distintos. O canto de anúncio é composto por uma nota multipulsionada, com duração média de $0,48 \pm 0,04$ s, emitidos a intervalos irregulares, com amplitude variando de 0,34 a 6,65 s ($\bar{x} = 0,86 \pm 1,03$; $n = 56$ cantos) (Figura 52 – A). O canto apresenta uma sequência de pulsos iniciais de baixa intensidade ($\bar{x} = 22,3 \pm 4,6$; $n = 490$ pulsos), seguido por uma sequência de pulsos principais de alta intensidade ($\bar{x} = 32,1 \pm 2,4$; $n = 2437$ pulsos).

Desta forma, cada canto de anúncio é composto por uma média de $54,1 \pm 6,0$ pulsos, com duração média de $0,01 \pm 0,001$ s e espaçamento médio de $0,003 \pm 0,001$ s ($n=2927$ pulsos) (Figura 52 – B e C). O canto pode apresentar modulação de frequência ligeiramente descendente. A frequência total ocupa faixa entre 0,69 e 2,2 kHz, sendo que a frequência dominante encontra-se entre 0,8 e 1,55 kHz (Figura 52 – D). A taxa de emissão de cantos por minuto, medida para três machos distintos, variou de 46 a 53 ($\bar{x} = 49 \pm 3,6$; $n=147$ cantos de três machos distintos).



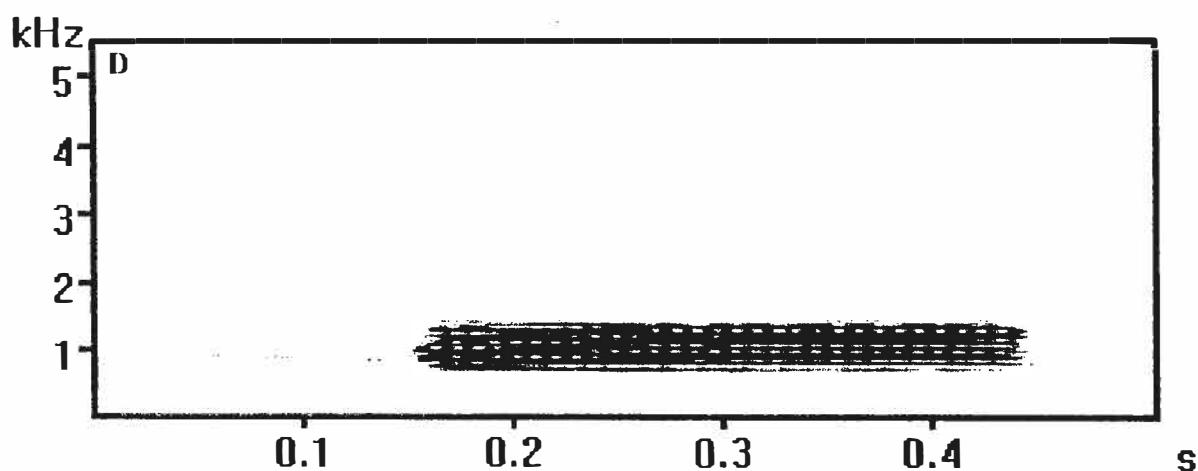


Figura 52: Canto de anúncio de *Physalaemus centralis*. temperatura do ar 21,6°C e da água 23,3°C: (A) oscilograma com onze cantos; (B) oscilograma de cinco cantos, evidenciando o espaçamento irregular entre os cantos; (C) oscilograma de um canto, demonstrando a sequência de pulsos iniciais; (D) sonograma do canto apresentado em C.

4.5.2- Espaçamento acústico

A partir das vocalizações previamente apresentadas, é possível observar como ocorre a utilização do espaço acústico pelas espécies desta comunidade. As vocalizações de anúncio, que correspondem ao som com a informação específica (POMBAL, 1995), foram analisadas segundo os seguintes parâmetros acústicos: duração do canto; intervalo entre os cantos; número, duração e intervalo entre as notas (muitas vezes iguais ao canto); variação da frequência total; frequência dominante; estrutura do canto; modulação de frequência e, algumas vezes, ritmo de emissão do canto. Para os dados relativos ao canto de *L. fuscus* foi utilizada a vocalização do indivíduo que apresentou maior número de cantos analisados. Os resultados da análise destes parâmetros encontram-se nas Tabelas 18 e 19.

A maioria das espécies apresentou ritmo de emissão de canto muito variável, seja na mesma noite ou em noites de diferentes épocas. Embora algumas espécies apresentassem atividade de vocalização em antifonia, a maioria das espécies que estiveram em atividade de vocalização simultânea vocalizaram de forma contínua e sobreposta, sofrendo algumas variações como, por exemplo, no número de indivíduos e horários de atividade, como já apresentado nos turnos de vocalização.

A análise da Figura 53, evidencia sobreposição parcial na duração média do canto entre as espécies. As espécies cujos cantos são compostos por mais de uma nota (*H. minuta*, *H. rubicundula* e *B. paracnemis*) apresentaram grande variação quanto ao parâmetro duração do canto. O resultados das análises de correlação evidenciaram que cantos com maior número de notas foram positiva e significativamente correlacionados com a duração do canto ($r_p = 0,9972$; $p = 0,047$; $n = 6$).

O parâmetro frequência total do canto, por apresentar grande amplitude, se sobrepõe entre as espécies que vocalizaram na lagoa. Por outro lado, a frequência dominante, por ser uma faixa de menor amplitude onde concentra-se a maior intensidade do som, possivelmente seja o parâmetro mais apropriado para se comparar as vocalizações (POMBAL, 1995). As Figuras 54, 55 e 56 mostram a variação total da frequência e a frequência dominante média das espécies que apresentaram atividade de vocalização na comunidade da lagoa. A Figura 54 representa o estágio E1 da lagoa, em que o maior número de espécies (hilídeos e uma espécie de leptodactilídeo) estiveram reprodutivamente ativas. A análise desta figura evidencia uma partilha acústica parcial entre as espécies, principalmente entre aquelas de classes de tamanho similares, durante sua temporada reprodutiva, tanto na frequência total quanto na frequência dominante. É possível observar apenas que não houve sobreposição entre as espécies de hilídeos e *L. ocellatus* e que *H. faber* também não se sobrepôs com as demais espécies de hilídeos.

O estágio E2 da lagoa foi o período que apresentou o menor número de espécies em atividade de vocalização (*H. minuta* e *H. faber*). A Figura 55, representativa deste estágio, evidencia claramente partilha entre estas duas espécies, não ocorrendo, inclusive, sobreposição na variação da frequência total.

As Figuras 56 e 57 repetem algumas espécies que estiveram presentes também nos estágios E1 e E2, porém há aumento no número de espécies em relação ao estágio E2 da lagoa. A análise da Figura 56 evidencia claramente que apenas *H. minuta* apresentou segregação, seja na frequência total ou na frequência dominante, com as demais espécies. Em relação ao parâmetro frequência dominante, apenas *H. faber* e *L. fuscus* apresentaram sobreposição parcial entre si, mas houve partilha acústica quando comparadas às demais espécies. A Figura 57 evidencia que os leptodactilídeos apresentaram sobreposição parcial entre si e com *B. paracnemis*, porém apenas quanto ao parâmetro frequência dominante.

Tabela 18: Média \pm desvio padrão dos parâmetros acústicos das espécies de hilídeos registradas na lagoa. O intervalo entre parênteses equivale à amplitude dos parâmetros medidos e (n) equivale, respectivamente, ao número de cantos e de machos analisados.

Parâmetros acústicos	<i>H. minuta</i>		<i>H. rubicundula</i>		<i>S. fuscovaratus</i>		<i>S. aff. eurydice</i>		<i>S. fuscumarginatus</i>			
	Anúncio (n= 55/4)		(n=47/6)		(n=14/1)		(n=25/3)		(n=49/2)		(n=22/3)	
Duração do canto (s)	Anúncio		Anúncio		Soltura		Anúncio		Anúncio		Anúncio	
	0,56 ± 0,54		0,209 ± 0,335		0,04 ± 0,003		0,28 ± 0,02		0,07 ± 0,006		0,62 ± 0,06	
	(0,12 – 1,51)		(0,02 – 1,74)		(0,035 – 0,041)		(0,26 – 0,31)		(0,05 – 0,12)		(0,52 – 0,72)	
	5,17 ± 2,23		1,53 ± 1,76		0,66 ± 0,24		1,23 ± 0,46		0,39 ± 0,18		2,86 ± 2,05	
Intervalo entre cantos (s)	(3,01 – 10,9)		(0,5 – 11,43)		(0,5 – 1,38)		(0,7 – 2,66)		(0,16 – 0,71)		(0,52 – 9,87)	
	2,25 ± 1,67		2,12 ± 1,89		1		8,28 ± 0,46		2,33 ± 0,96		1	
Número de notas/canto	(1 – 6)		(1 – 10)				(8 – 9)		(1 – 3)			
	0,12 ± 0,04		0,032 ± 0,007		0,04 ± 0,003		0,026 ± 0,002		0,07 ± 0,006		0,62 ± 0,06	
	(0,07 – 0,19)		(0,02 – 0,06)		(0,035 – 0,041)		(0,02 – 0,03)		(0,05 – 0,12)		(0,52 – 0,72)	
	1,12 ± 1,64		0,2 ± 0,05		0,66 ± 0,24		0,01 ± 0,002		0,39 ± 0,18		2,86 ± 2,05	
Intervalo entre notas (s)	(0,23 – 4,74)		(0,03 – 0,29)		(0,5 – 1,38)		(0,008 – 0,02)		(0,16 – 0,71)		(0,52 – 9,87)	
	40,21 ± 14,96								3 ± 1		87 ± 11	
Número de pulsos/canto	(25 – 69)								(2 – 4)		(73 – 105)	
	20,43 ± 7,66								3 ± 1		87 ± 11	
Duração do pulso (s)	(11 – 31)								(2 – 4)		(73 – 105)	
	0,01 ± 0,004								0,03 ± 0,006		0,005 ± 0,001	
	(0,003 – 0,02)								(0,008 – 0,4)		(0,003 – 0,007)	
	3,0 ± 0,47		1,08 ± 0,7		0,2 ± 0		0,45 ± 0,16		0,89 ± 0,11		2,07 ± 0,61	
Variação da frequência (kHz)	(2,23 – 3,6)		(0,39 – 2,5)				(0,3 – 0,69)		(0,75 – 0,94)		(1,03 – 2,9)	
	4,67 ± 0,48		3,53 ± 0,35		4,3 ± 0		4,03 ± 0,55		4,47 ± 0,52		3,81 ± 0,52	
	(3,96 – 6,0)		(2,8 – 4,0)				(3,5 – 4,6)		(4 – 5,25)		(3,1 – 4,91)	
	2,96 ± 0,46		2,77 ± 0,25		2,53 ± 0,13		1,26 ± 0,34		1,52 ± 0,37		2,53 ± 0,31	
Frequência Dominante (kHz)	(2,3 – 3,51)		(2,5 – 3,0)		(2,4 – 2,8)		(0,86 – 1,89)		(1,03 – 1,89)		(2,07 – 2,93)	
	4,58 ± 0,54		3,48 ± 0,22		3,68 ± 0,16		2,67 ± 0,42		3,19 ± 0,89		3,73 ± 0,38	
	(4,05 – 5,17)		(3,1 – 3,8)		(3,4 – 3,9)		(2,07 – 3,27)		(2,06 – 4,13)		(3,1 – 4,48)	
	H e M**		H		M		H		M		M	
Estrutura do canto	sim**		sim*		ausente		ausente		ausente		sim	
	Modulação de frequência											

(H) canto de estrutura física harmônica; (M) canto multipulsionado; * Alguns cantos podem apresentar modulação ausente; ** Exceto para as notas do tipo B.

Tabela 19; Média ± desvio padrão das variações das características físicas para *H. faber*, leptodactídeos e bufonídeos registrados na lagoa. O intervalo entre parênteses equivale à amplitude dos parâmetros acústicos medidos e (n) equivale ao número de cantos e de machos analisados, respectivamente.

Parâmetros acústicos	<i>H. faber</i> (n= 88/2)	<i>B. paracnemis</i> (n = 27/5)	<i>L. ocellatus</i> (1)	<i>L. fuscus</i> (n = 57/1)	<i>P. cavierei</i> (n= 44/2)	<i>P. centralis</i> (n=56/3)
	Anúncio	Anúncio	Anúncia	Anúncio	Anúncio	Anúncio
Duração do canto (s)	0,09 ± 0,007 (0,081 – 0,104)	3,62 ± 0,78 (1,76 – 5,67)	0,27	0,35 ± 0,01 (0,3 – 0,37)	0,21 ± 0,01 (0,18 – 0,24)	0,48 ± 0,04 (0,4 – 0,6)
Intervalo entre cantos (s)	0,36 ± 0,04 (0,32 – 0,47)	5,2 ± 2,2 (2,39 – 6,75)	-	0,96 ± 0,7 (0,43 – 5,23)	0,81 ± 0,63 (0,14 – 4,51)	0,86 ± 1,03 (0,34 – 6,65)
Número de notas/canto	1	37,18 ± 7,87 (19 – 57)	1	1	1	1
Duração das notas (s)	0,09 ± 0,007 (0,081 – 0,104)	0,06 ± 0,01 (0,04 – 0,11)	-	0,35 ± 0,01 (0,3 – 0,37)	0,21 ± 0,01 (0,18 – 0,24)	
Intervalo entre notas (s)	0,36 ± 0,04 (0,32 – 0,47)	0,04 ± 0,01 (0 – 0,07)	-	0,96 ± 0,7 (0,43 – 5,23)	0,81 ± 0,63 (0,14 – 4,51)	
Número de pulsos/canto						54,1 ± 6,0 (44 – 73)
Número de pulsos/nota						54,1 ± 6,0 (44 – 73)
Duração do pulso (s)						0,01 ± 0,001 (0,006 – 0,01)
Variação da frequência (kHz)	Min Max	0,65 ± 0,09* (0,52 – 0,78) 1,58 ± 0,43* (1,1 – 2,2)	0,35 ± 0,13 (0,17 – 0,47) 1,49 ± 0,55 (0,69 – 2,41)	1,16 ± 0,2 (0,8 – 1,46) 3,76 ± 1,06 (1,65 – 4,5)	0,56 ± 0,04 (0,52 – 0,6) 2,55 ± 0,07 (2,5 – 2,6)	0,82 ± 0,11 (0,69 – 0,95) 2,15 ± 0,07 (2,1 – 2,2)
Frequência Dominante (kHz)	Min Max	0,54 ± 0,03 (0,52 – 0,6) 0,69 ± 0,07 (0,6 – 0,78)	0,47 ± 0,08 (0,39 – 0,59) 0,82 ± 0,12 (0,6 – 0,99)	1,18 ± 0,18 (0,9 – 1,46) 1,88 ± 0,24 (1,51 – 2,28)	0,76 ± 0,15 (0,65 – 0,99) 1,12 ± 0,07 (1,08 – 1,21)	0,87 ± 0,07 (0,8 – 0,95) 1,26 ± 0,15 (1,03 – 1,55)
Estrutura do canto	nota simples	He M	He M	He M	H	M
Modulação de frequência	ausente	sim	ausente	sim	sim	sim ou ausent

(H) canto de estrutura física harmônica; (M) canto multipulsado. * - a frequência mínima corresponde ao primeiro harmônico e o segundo e terceiro à máxima; (1) os valores dos parâmetros acústicos de *L. ocellatus* foram retirados de STRAUGHAN & HEYER (1976) e estão sendo representados pelas médias.

Os resultados da análise multivariada (MANOVA) revelaram que não houve sobreposição na utilização do espaço acústico pelas espécies da comunidade estudada (λ de Wilk's = 0,00028, $R_{30,834} = 184,0919$; $p < 0.001$). Os resultados da análise de variância (ANOVA) revelaram partilha quanto aos parâmetros duração ($F_{5,213} = 397.776$; $p < 0,001$) e espaçamento ($F_{5,213} = 100,594$; $p < 0,001$) entre cantos, duração ($F_{5,213} = 414,173$; $p < 0,001$) e espaçamento ($F_{5,213} = 8,484$; $p < 0,001$) entre notas, número de notas por canto ($F_{5,213} = 1178,609$; $p < 0,001$) e frequência dominante ($F_{5,213} = 183,529$; $p < 0.001$).

A análise conjunta dos parâmetros duração do canto, frequência dominante e estrutura do canto a partir dos oscilogramas e sonogramas já apresentados para cada espécie revela padrões espécie-específicos.

Physalaemus fuscomaculatus não foi submetida às análises de espaçamento acústico uma vez que não foram observados machos em atividade de vocalização.

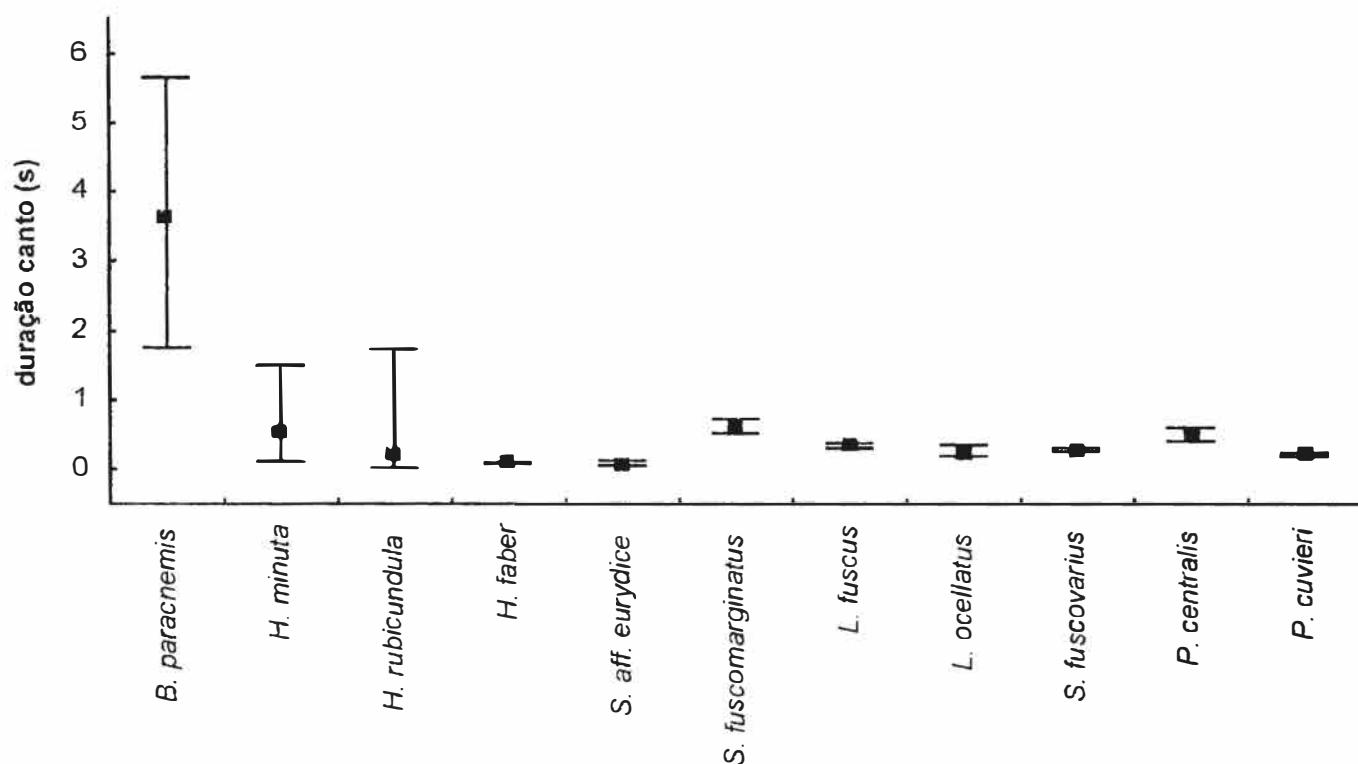


Figura 53: Amplitude da duração do canto (linha vertical) das espécies que tiveram seus cantos de anúncio registrados na lagoa. O quadrado representa a duração média do canto. Os valores obtidos para *L. ocellatus* não são representativos da espécie presente da lagoa (dados retirados de STRAUGHAN & HEYER, 1976).

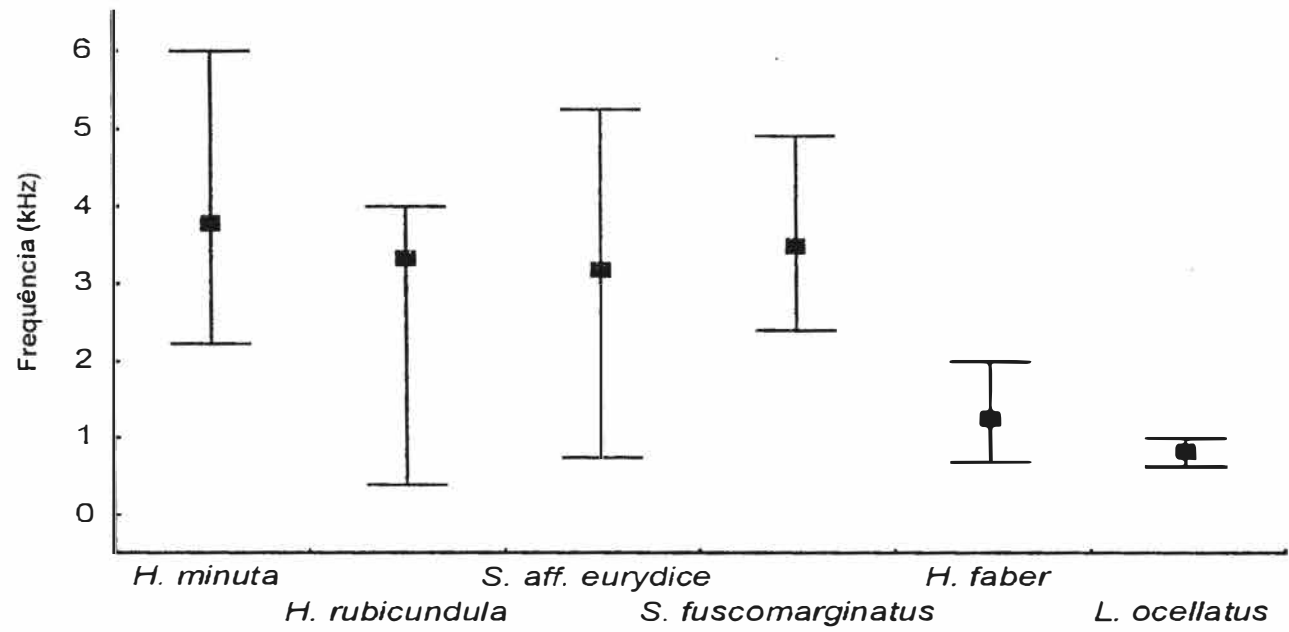


Figura 54: Variação da frequência total (linha vertical) e frequência dominante média (quadrado) do canto de anúncio das espécies que vocalizaram apenas durante o estágio E1 da lagoa (E1 = cheia). Os valores obtidos para *L. ocellatus* não são representativos da espécie presente da lagoa (dados retirados de STRAUGHAN & HEYER, 1976).

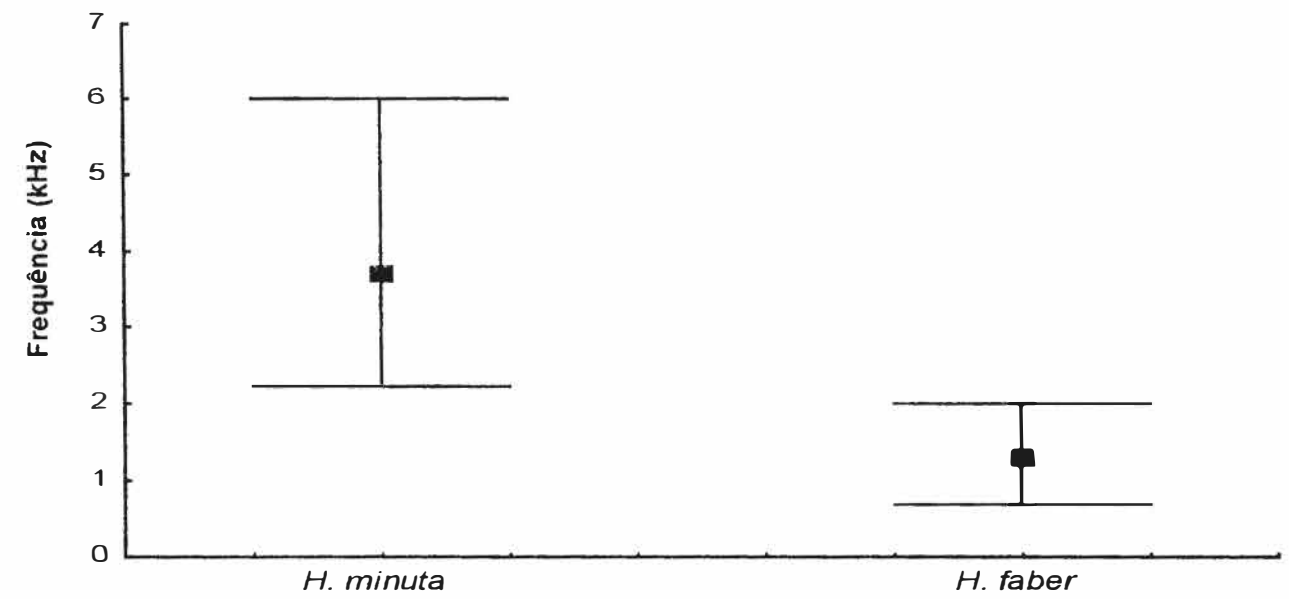


Figura 55: Variação da frequência total (linha vertical) e frequência dominante média (quadrado) do canto de anúncio das espécies que vocalizaram apenas durante o estágio E2 da lagoa (E2 = esvaziando).

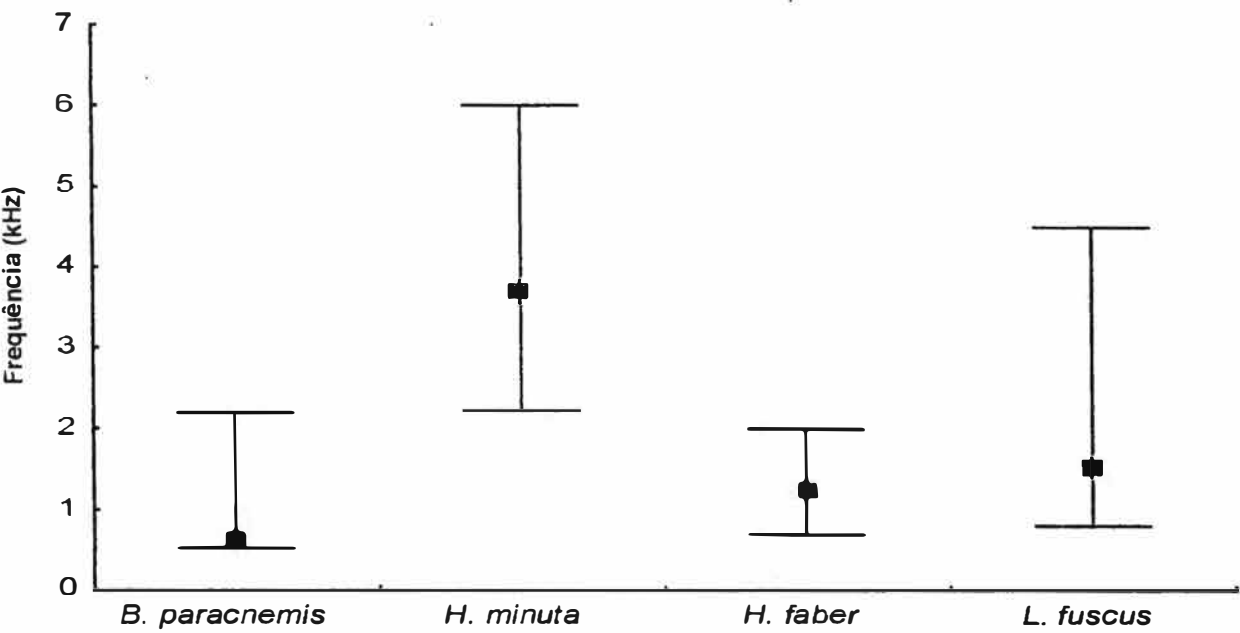


Figura 56: Variação da frequência total (linha vertical) e frequência dominante média (quadrado) do canto de anúncio das espécies que vocalizaram apenas durante o estágio E3 da lagoa (E3 = parcialmente vazia).

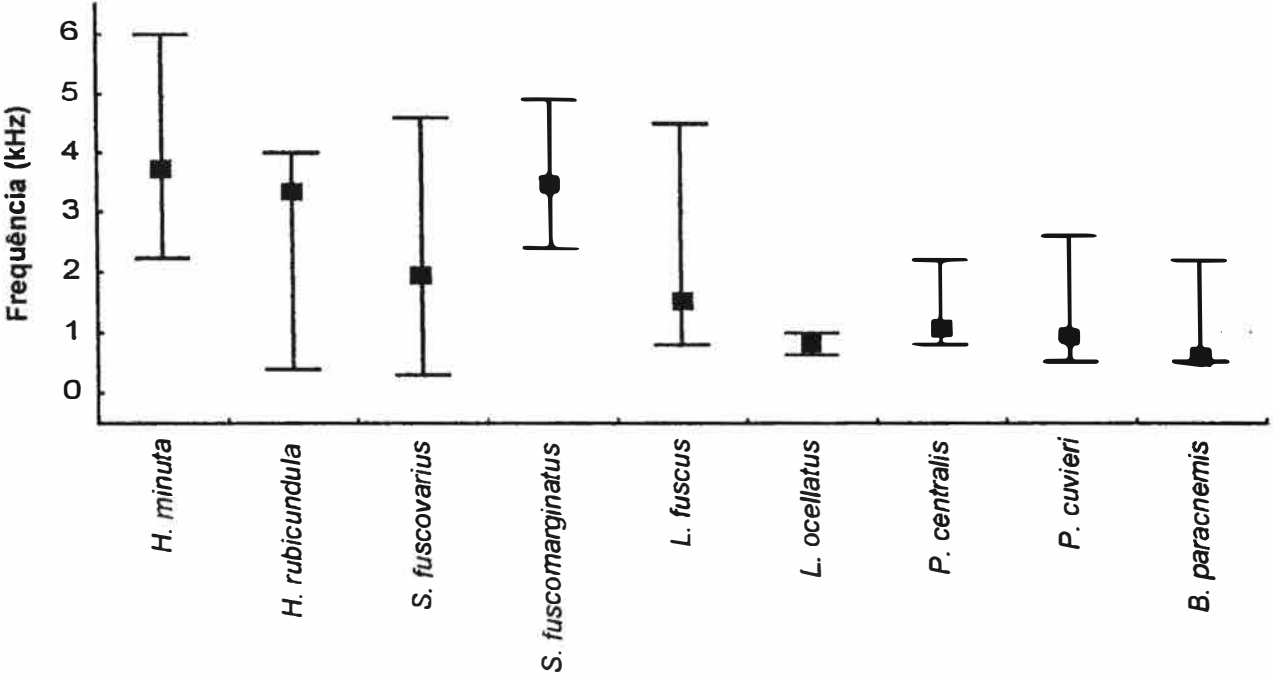


Figura 57: Variação da frequência total (linha vertical) e frequência dominante média (quadrado) do canto de anúncio das espécies que vocalizaram apenas durante o estágio E4 da lagoa (E4 = enchendo).

A Figura 58 corresponde à análise de agrupamento das espécies com base nos parâmetros acústicos, frequência média dominante e duração média do canto. Para aquelas espécies com número de notas não fixas por canto (*S. aff. eurydice*, *H. minuta*, *H. rubicundula* e *B. paracnemis*), foram considerados para o cálculo do parâmetro duração do canto apenas os cantos que apresentaram o mesmo número de notas encontrado para o número médio de notas por canto para cada espécie. Desta forma, o número médio de notas por canto para *S. aff. eurydice* foi dois, *H. minuta* foi três, *H. rubicundula* foi dois e *B. paracnemis* foi 37. Os valores dos parâmetros acústicos de *Leptodactylus ocellatus* foram retirados de STRAUGHAN & HEYER (1976). Os resultados da análise de agrupamento revelaram que as espécies mais aparentadas entre si e de tamanhos similares estão mais afastadas, como é possível notar para as espécies *S. fuscomarginatus* e *S. aff. eurydice* e *S. fuscovarius*, e também para *H. minuta* e *H. rubicundula*, que estão aparecendo, cada qual, em grupos isolados. A família Leptodactylidae apresentou espécies de tamanhos diferentes (*L. ocellatus*, leptodactilídeo grande, e *L. fuscus* e as duas espécies do gênero *Physalaemus*, leptodactilídeos pequenos), que também apareceram em grupos diferentes, sendo que as espécies dos dois gêneros da família Leptodactylidae apareceram ainda mais afastadas. Os hílideos grandes (*S. aff. eurydice* e *H. faber*) também encontram-se em grupos completamente distintos e muito afastados. *Bufo paracnemis*, única espécie de bufonídeo registrada na lagoa, aparece mais próximo a um leptodactilídeo (*L. ocellatus*).

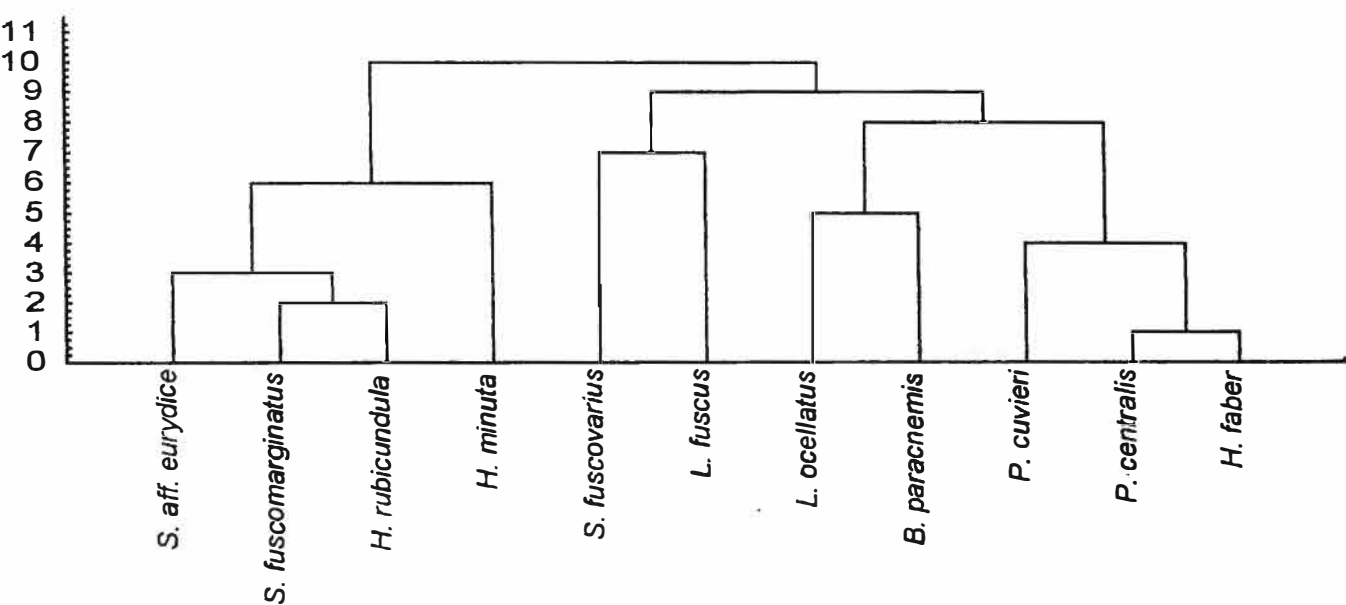


Figura 58: Análise de agrupamento pelo método de UPGMA e Distância Euclidiana baseada nos parâmetros acústicos duração média do canto e frequência média dominante.

5. DISCUSSÃO

5.1- Composição e ocorrência de espécies

Atualmente, um dos maiores problemas no estudo dos anuros brasileiros consiste na identificação taxonômica (POMBAL, 1995). HADDAD (1991) afirma que isto ocorre devido aos seguintes motivos: descrição original deficiente, material-tipo mal-preservedo ou perdido e existência de espécies crípticas. POMBAL (1995) ressalta também a grande riqueza de espécies, o tamanho das áreas e/ou a presença de espécies ainda não descritas nessas áreas. No presente estudo, apenas uma espécie (*Scinax* aff. *eurydice*) evidenciou dúvidas nomenclaturais. Esta espécie tem o Estado da Bahia como localidade-tipo. Os espécimes analisados no local de estudo apresentam diferenças tanto na morfologia, ainda que sutis, quanto nas vocalizações, em relação aos indivíduos do Estado de São Paulo e do Rio de Janeiro. Todavia, os espécimes coletados no Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG), não foram comparados à série-tipo. No entanto, outros estudos com enfoque de comunidades, realizados no sudeste do Brasil, apresentaram dificuldades provavelmente ainda maiores. WEYGOLDT (1986) encontrou dificuldades para atribuir nomes a todas as espécies por ele estudadas, associadas a riachos no Espírito Santo. Nos trabalhos realizados em Boracéia, São Paulo, HEYER *et al.* (1990) deixam evidentes as incertezas quanto à identificação de algumas espécies por eles estudadas. HADDAD & SAZIMA (1992), ROSSA-FERES & JIM (1994), POMBAL (1995), PAPP (1997), SILVANO (1999), ABRUNHOSA (2001), BERTOLUCI & RODRIGUES (2002a; 2002b), também tiveram dificuldades para a correta identificação de todas as espécies encontradas.

Segundo HEYER *et al.* (1975), competição pode ter contribuído para a diversificação dos hábitos reprodutivos dos anuros, principalmente se forem somados a efeitos de ocorrência ocasionais de espécies de hábitos similares em simpatria. A composição de certas guildas de vertebrados pode ser determinada, primariamente, por competição interespecífica (*e.g.* PIANKA, 1973; DAYAN & SIMBERLOFF, 1994), ao passo que outras parecem ter predação como a principal causa de sua estrutura (ZARET & PAINE, 1973; MORIN, 1983; AZEVEDO-RAMOS, 1995).

Por outro lado, as características filogenéticas associadas às espécies que colonizam certas áreas podem ser os fatores determinantes na estruturação de uma comunidade de anuros, de acordo com o tipo de ambiente utilizado para reprodução e desenvolvimento, e não as pressões ambientais ou competitivas locais, como demonstrado por ZIMMERMAN & SIMBERLOFF (1996) para uma comunidade de anuros na Amazônia Central. Sendo assim, a distribuição espacial dessas comunidades de anuros relaciona-se à história de colonização de cada localidade e às preferências de cada espécie (GASCON, 1991). Segundo CRUMP (1982), a estabilidade de uma comunidade é influenciada não apenas por flutuações das populações que a constituem, mas por interações e influências compartilhadas pelas espécies coexistentes. A importância relativa dada à competição na estruturação de comunidades tem diminuído em favor de processos de colonização e estabelecimento de espécies em determinadas áreas, de acordo com suas necessidades específicas (SIMBERLOFF & BOECKLEN, 1981; STONE *et al.*, 1996; ZIMMERMAN & SIMBERLOFF, 1996).

É possível que pressões de predação sobre girinos, aliadas às adaptações de cada espécie para ocupação de ambientes específicos no gradiente entre ambiente efêmeros e permanentes, determinem quais espécies colonizarão um determinado ambiente, sendo capazes de persistir e aí manter uma população. Estas mesmas forças determinam a distribuição de espécies do gênero *Litoria* na Austrália e, provavelmente, de muitas comunidades de girinos (SKELLY, 1997), como, por exemplo, aquelas encontradas na Amazônia (GASCON, 1991; AZEVEDO-RAMOS, 1995).

Eventos estocásticos, como queimadas, podem exercer papel secundário na determinação da composição das comunidades, pois alterações profundas causadas pelo fogo nos ambientes de reprodução dos anuros podem alterar sua distribuição espacial e prejudicar suas atividades reprodutivas (CARDOSO, 1989).

Diversos fatores podem contribuir para a diversidade de espécies em uma dada área. Dentre eles, a heterogeneidade espacial parece constituir importante fator na composição das comunidades. Segundo DAJOZ (1978), quanto mais complexo é o meio mais diversificadas são as biocenoses. KELT (1997) desenvolveu um modelo que prediz, cuidadosamente, que a amplitude no tamanho corporal e as diferenças médias no tamanho das espécies dentro de uma comunidade podem influenciar na riqueza de espécies, revelando que os relacionamentos alométricos que resultam num tamanho corporal ótimo, subsumem um grande número de características associadas com a dinâmica fisiológica, comportamental, demográfica e evolutiva das espécies.

Em adição, a integração das dinâmicas básicas (como custos energéticos individuais) destes relacionamentos direcionados a todos os níveis hierárquicos da ecologia, deverá incorporar múltiplas estruturas interativas como sítios, espaço, heterogeneidade e filogenia; todavia, eles têm o potencial de fornecer importantes descobertas em direção ao significado pelo qual a seleção natural opera (KELT, 1997).

A constância de uma espécie é uma relação qualitativa da composição da comunidade, uma vez que só inclui o número de levantamentos em que se registrou a ocorrência desta, não incluindo o número de indivíduos (DAJOZ, 1972). Apesar disto, pode-se considerar que ela expressa, aproximadamente, as medidas de abundância e frequência desta espécie (NASCIMENTO, 1991). Na comunidade de anuros aqui estudada, a cada levantamento foi registrada a quantidade de indivíduos ativos de cada espécie, numericamente (amostragem visual) e de forma subjetiva (amostragem acústica), onde era realizada uma estimativa do número de indivíduos vocalizando. Como verificado no presente estudo, o número de gêneros e de espécies de hílideos e leptodactílideos registrados foi semelhante. Isto também foi verificado por outros autores em outros locais estudados no sudeste do Brasil (e.g. JIM, 1980; CARDOSO, 1986; HADDAD *et al.*, 1988; NASCIMENTO, 1991; SILVANO, 1999). Entretanto, as únicas duas espécies consideradas constantes durante o período de estudo, pertencem à família Hylidae, evidenciando maior frequência e abundância dos hílideos em relação aos leptodactílideos e bufonídeos. Para as diferentes classes de idade, foi verificado que apenas os jovens de *L. ocellatus* foram considerados constantes segundo classificação de DAJOZ (1972). As explicações mais prováveis para estes resultados são discutidas mais adiante. Segundo ODUM (1988), do número total de espécies num componente trófico ou numa comunidade como um todo, uma porcentagem relativamente pequena é, amiúde, abundante ou dominante e uma porcentagem grande é rara. Às vezes, no entanto, não há dominantes, mas muitas espécies de abundância intermediária. Neste estudo, foi possível observar que algumas espécies, como *H. minuta* e *H. rubicundula*, foram extremamente abundantes, principalmente quando comparadas a outras como *L. ocellatus* ou *P. fuscomaculatus*. Padrões semelhantes foram encontrados em outros estudos. HEYER *et al.* (1990), em um estudo de longo prazo, verificaram que das 66 espécies registradas em Boracéia, São Paulo, 14% são representadas por um único exemplar e 42% por dez ou menos indivíduos. Outro trabalho de esforço semelhante foi conduzido por DUELMANN (1978), em Santa Cecília, Equador, cujos dados demonstraram que das 81 espécies encontradas, 4% são conhecidas por apenas um espécime e 25% por dez ou menos indivíduos.

Entretanto, HEYER *et al.* (1990), indagam o fato da ocorrência destas espécies raras ser devido a amostragens ineficientes ou a uma real raridade na natureza, sendo que algumas espécies efetivamente são mais fáceis de serem coletadas do que outras.

INGER & COLWELL (1977) propõem três categorias não mutuamente exclusivas para explicar as diferenças na estrutura de comunidades que permitem que um maior número de espécies coexistam em um determinado local que outro: (1) grande diversidade de microhabitats; (2) pequena amplitude média de nicho de cada espécie; (3) grande sobreposição média de nicho entre espécies. Segundo CARDOSO *et al.* (1989), a plasticidade comportamental de algumas espécies também pode ser apontada como importante fator na composição de espécies que possam coexistir em uma mesma área. O efeito de borda também pode ser responsável por maior diversidade de espécies locais, já que esta tende a ser maior em zonas de contato entre comunidades (ODUM, 1988). Tais hipóteses podem influenciar na composição de espécies de ambientes abertos ou fechados. Muitos estudos têm demonstrado como o meio abiótico e as interações abióticas combinam-se para influenciar o número e as características das espécies coexistentes. (*e.g.* FUTUYMA & STAKINS, 1983; STRONG *et al.*, 1984; DIAMOND & CASE, 1986). Segundo CRUMP (1982), a dispersão de juvenis através dos sítios de reprodução é, provavelmente, o mecanismo mais importante responsável pelo fluxo gênico entre população, mas, infelizmente, o efeito da dispersão dos juvenis sob toda a organização e estabilidade da comunidade nunca foi examinado.

Áreas abertas oferecem maior distribuição horizontal de locais utilizados como sítios de vocalização, enquanto áreas fechadas (áreas de mata) propiciam maior distribuição vertical das espécies, em função da grande estratificação ambiental (CARDOSO *et al.*, 1989). Comparada a uma área de mata, áreas abertas exibem riqueza maior de leptodactídeos, devido à sua menor diversificação da estrutura vertical (CARDOSO *et al.*, 1989). Separação horizontal e vertical no sítio de canto foi referida por DIXON & HEYER (1968), que estudaram oito espécies de anuros de cinco famílias distintas, em região subtropical do México.

DONNELLY & GUYER (1994), encontraram maior porcentagem de espécies da família Hylidae (47,83%,) contra 34,78% de leptodactídeos e os 17,39% restantes, representantes das famílias Centrolenidae, Dendrobatidae, Microhylidae e Ranidae, em um estudo realizado em área florestal da Costa Rica, o que apóia a sugestão de CARDOSO *et al.* (1989), assim como outros trabalhos (*e.g.* BERTOLUCI & RODRIGUES, 2002a). Segundo CARDOSO *et al.* (1989), o predomínio de hílideos em áreas de mata pode estar relacionado ao maior número de sítios de canto disponíveis, representados pela estratificação vegetal.

Nessas circunstâncias, a presença de discos adesivos pode conferir vantagem adaptativa aos hilídeos. Desta forma a comparação entre anuros de linhas evolutivas que permaneceram terrestres (leptodactilídeos em geral) com aqueles que desenvolveram hábito arborícola (hilídeos em geral) e, conseqüentemente, predominam em áreas de mata, indica que a heterogeneidade espacial é importante na determinação do número de espécies que podem explorar um dado ambiente (CARDOSO *et al.*, 1989). No entanto, alguns trabalhos têm demonstrado alguns padrões diferentes em relação à distribuição de hilídeos e leptodactilídeos como os acima relatados. Num estudo realizado em uma área de Mata Atlântica do sudeste do Brasil, BERTOLUCI & RODRIGUES (2002b) encontraram 26 espécies em atividade reprodutiva, das quais oito foram consideradas generalistas por utilizarem os três tipos de habitats estudados (mata, borda de mata e área aberta), sendo que destas, seis pertenciam à família Hylidae, uma à família Bufonidae e uma à família Leptodactylidae. No mesmo estudo, outras oito espécies foram consideradas especialistas por mostrarem especificidade por habitats aquáticos em áreas abertas, sendo cinco hilídeos e três leptodactilídeos. NASCIMENTO (1991) constatou o mesmo número de espécies de hilídeos e leptodactilídeos, em um estudo numa reserva florestal no sudeste do Brasil, o que também foi verificado por outros autores em locais estudados também no sudeste do Brasil (JIM, 1980; CARDOSO, 1986; SILVANO, 1999). Entretanto, as espécies de hilídeos que foram encontradas distribuíam-se em três gêneros enquanto que os leptodactilídeos estavam distribuídos em cinco gêneros.

CARDOSO (1986) considera que a equivalência no número de espécies das duas famílias, Hylidae e Leptodactylidae, e a discordância quanto ao número de gêneros pode ser explicada por taxas de especiação diferentes nos dois grupos. Desta forma, os hilídeos, sendo mais recentes, apresentam maior taxa de especiação, enquanto os leptodactilídeos, sendo mais antigos, estão representados por maior número de gêneros, conforme já constatado através de análise citogenética por BOGART (1973).

Segundo NASCIMENTO (1991), a evidência para a comprovação da consideração apresentada por CARDOSO *et al.* (1989), referente à maior taxa de endemismo verificada para hilídeos, não pôde ser utilizada em seu trabalho, já que em sua área de estudo a incidência de leptodactilídeos endêmicos é maior; porém, as evidências referentes ao maior número de espécies de ocorrência eventual, ocasionada pela menor adaptação a ambientes antropicamente alterados, como é o caso dos leptodactilídeos, e a exploração de maior variedade de microambientes pelos hilídeos, puderam ser verificadas em seu estudo.

Estudos recentemente realizados em áreas abertas de ambientes temporários (BLAMIRE *et al.*, 1997; ARZABE *et al.*, 1998; ABRUNHOSA, 2001), apresentaram resultados semelhantes quanto à maior diversidade de hilídeos contra leptodactilídeos. Nestes trabalhos, o efeito de borda pode ter sido um dos principais fatores contribuindo para o padrão encontrado, haja vista que todos estes estudos foram realizados em áreas cercadas por vegetação parcialmente silvestre ou localizadas em borda de mata, respectivamente. ABRUNHOSA (2001) sugere ainda que a própria estratificação vertical poderia estar atuando na distribuição dessas comunidades, o que poderia resultar em maior diversidade de microhabitats (INGER & COLWELL, 1977).

Neste estudo, a família Hylidae apresentou o maior número de espécies, correspondendo a 50,0% da diversidade total, representada por dois gêneros, contra 41,67% dos leptodactilídeos, também representados por dois gêneros, sendo a família Bufonidae responsável pelos 8,33% restantes, apresentando apenas uma espécie. O alto número de espécies arborícolas encontrado pode ser explicado pela intensa estratificação vertical da vegetação da lagoa, principalmente no auge da estação chuvosa. Embora a lagoa esteja inserida em uma área de cerrado *lato sensu*, toda sua área é densamente colonizada por vegetação herbácea e arbustiva, além de gramíneas, sejam emergentes ou presentes nas margens da lagoa, vegetação aquática e flutuante (no interior da lagoa). Conseqüentemente, dentre as hipóteses apresentadas anteriormente, os fatores que poderiam ser apontados como responsáveis pela maior riqueza de hilídeos na área seriam: a estratificação vertical, ampliando a diversidade de microhabitats para ocupação dos hilídeos; o tamanho do nicho comparativamente maior quando comparado com os leptodactilídeos (os hilídeos utilizaram maior amplitude de recursos de microhabitats do que os leptodactilídeos); e, talvez, a própria plasticidade comportamental considerada por muitos autores (*e.g.* JIM, 1980; CARDOSO, 1981; FEIO, 1990; NASCIMENTO, 1991; BERNARDES, 1993) para algumas espécies, como *H. minuta* que apresenta ampla distribuição geográfica (ver LUTZ, 1973), e *H. faber*, que por apresentarem uma grande flexibilidade comportamental, já tendo sido registradas ocupando microhabitats distintos daqueles encontrados no presente estudo (ver seleção de microhabitats específicos), podem ser classificadas como generalistas (ROSSA-FERES, 1997). Segundo ODUM (1988), a diversidade tende a ser reduzida em comunidades bióticas que sofrem estresse, porém também pode ser reduzida pela competição em comunidades antigas de ambientes físicos estáveis. Nos trópicos úmidos, sem estações marcadas, é normal serem encontradas muitas espécies com abundância relativamente baixa (ODUM, 1988).

Uma tendência geral ou lei natural, é que o número de espécies aumenta com o tamanho da área e, provavelmente, também com o tempo evolutivo que foi disponível para a colonização, especialização de nicho e especiação (ver PRESTON, 1960; SANDERS, 1968).

No presente estudo foi verificado que a maior diversidade de espécies foi encontrada nos estádios E1 e E4 da lagoa, períodos caracterizados pela estação chuvosa, refletindo a importância das variáveis temperatura e pluviosidade (relacionada diretamente à profundidade da lagoa) para a atividade reprodutiva das espécies desta comunidade.

Se comparada a algumas outras comunidades de anuros estudadas na região sudeste do Brasil como CARDOSO (1986), que relaciona 27 espécies de anuros em Morro do Ferro, em Poços de Caldas (MG); FEIO (1990), que relaciona 26 espécies para o Parque Estadual do Ibitipoca, em Lima Duarte (MG); SILVANO (1999), que relaciona 25 espécies para APA São José e entorno, na microrregião de Campos do Mantiqueira (MG); ABRUNHOSA (2001), que relaciona 23 espécies de anuros em Saquarema, Região dos Lagos (RJ); POMBAL (1995), que relaciona 19 espécies na Serra de Paranapiacaba (SP); PAPP (1997), que relaciona 18 espécies de anuros na Vila Monte Verde, Município de Camanducaia (MG); NASCIMENTO (1991), que relaciona 16 espécies de anuros para o Parque das Mangabeiras, em Belo Horizonte (MG); e ETEROVICK (1998), que relaciona 14 espécies de anuros em trecho de campo rupestre situado na Serra do Cipó (MG), pode-se considerar, então, que o número de 12 espécies relacionadas para a lagoa temporária no Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG), durante o período de estudo, é relativamente bem representativo, quando associado à área ocupada pela lagoa, ao elevado grau de alterações antrópicas e, principalmente, ao crescente ritmo de urbanização e degradação das margens da lagoa. Deve-se ressaltar ainda que o número de espécies registradas durante o período de estudo não reflete o número total de espécies já encontradas na lagoa. Em excursões de campo anteriores, de 1998 a 2000, outras duas espécies foram observadas e coletadas nesta mesma lagoa (*Hyla albopunctata* [MCN 1777], e *Pseudis bolbodactyla* [MCN 1814]), constituindo hoje uma coleção de referência no Museu de Ciências Naturais da PUC-Minas. Desta forma, um total de 14 espécies, até o presente momento, já foi registrado para esta localidade, sendo que *P. centralis* teve seu primeiro registro durante o período do presente trabalho.

Possíveis explicações para alta diversidade de espécies encontrada no presente estudo podem estar relacionadas às próprias características físicas da lagoa, como: (1) a grande área da lagoa (cerca de 0,4 km²), sendo a maior parte preenchida d'água, além de possuir margens relativamente extensas, que podem ser alagadas nos períodos chuvosos, permitindo a formação de poças e áreas encharcadas, e que apesar de ser tipicamente sazonal, semipermanente, manteve-se, durante todo o período de estudo, completamente cheia em pelo menos algum de seus três setores; e (2) o alto grau de colonização vegetal de toda a lagoa e seu entorno, durante praticamente o ano inteiro ou pelo fato de que ambientes temporários, onde os predadores de girinos são menos abundantes ou ausentes, geralmente atraíam maior número de espécies de anuros que os ambientes permanentes (SMITH, 1983; WOODWARD, 1983; SKELLY, 1997).

Além das flutuações naturais das populações de anfíbios anuros ao longo dos ciclos reprodutivos, o alto grau de isolamento atual da lagoa, provocado pelo crescente processo de urbanização na área do seu entorno, pode ter contribuído para a ausência das duas espécies supracitadas durante o período de estudo. A escassez de áreas de conectividade entre a lagoa e as áreas de cerrado e/ou pastagens ao seu redor, podem estar criando barreiras à migração de algumas espécies de outras áreas reprodutivas vizinhas para a lagoa ou até mesmo impedindo a colonização desta por novas espécies. Além disto, muitas espécies de anfíbios anuros deslocam-se entre diferentes sítios durante seu período anual de atividades, a fim de avaliarem a disponibilidade de recursos específicos como hibernação, reprodução e nutrição (SNISCH, 1990; STEBBINS & COHEN, 1995). Muitos estudos, ainda, têm demonstrado que os anfíbios usam habitats como poças temporárias em um padrão sazonal que pode variar ao longo dos anos e dos locais (ALFORD & WILBUR, 1985; MORIN, 1987).

Colonizações e extinções locais nas populações de anuros foram verificadas por ETEROVICK (1998) na Serra do Cipó, Minas Gerais. Segundo ETEROVICK (1998), é possível que alterações deste tipo na composição das espécies de anuros ocorra ao acaso. Segundo BARINAGA (1990), BLAUSTEIN & WAKE (1990), BORCHET (1990) e PHILIPS (1990), as populações de anfíbios em certas áreas estão declinando bruscamente ou podem apenas estar exibindo uma significativa flutuação local (PECHMANN *et al.*, 1991), o que, provavelmente, deva ser o mais esperado para as espécies *H. albopunctata* e *P. bolbodactyla* na lagoa temporária do Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG). Contudo, apenas estudos de longo prazo poderão elucidar esta questão.

Em um estudo de 12 anos no sudeste dos Estados Unidos, PECHMANN *et al.* (1991) mostraram que a abundância estava intimamente correlacionada com as variações climáticas, sendo que anos secos, durante os quais o recrutamento havia sido menor, foram seguidos por um ou mais anos de baixa abundância de anuros. Em adição, PECHMANN *et al.* (1991) recomendam que dados temporais sobre abundância de anuros devam ser considerados com respeito às variações climáticas.

Talvez seja possível que as flutuações populacionais, como a ausência de *H. albopunctata* e aparecimento de *P. centralis*, observadas na comunidade de anuros da lagoa temporária do Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG), sejam, principalmente, resultado das histórias de colonizações e extinções de espécies sujeitas a diferentes pré-adaptações e restrições filogenéticas, assim como, supostamente, ocorre em comunidades de roedores (STONE *et al.*, 1996) e anuros (GASCON, 1991).

5.2 - Distribuição Espacial

Uma área em si é um complexo de parâmetros físicos ambientais intrínsecos, que a tornam diferente de outras áreas. Cada espécie é adaptada a uma extensão particular de cada gradiente ambiental. A totalidade de gradientes ambientais forma o nicho estrutural, ou habitat, das espécies. A diferenciação de habitats pelas espécies resulta na utilização altamente eficiente do ambiente (CRUMP, 1971). A coexistência de diversas espécies em uma mesma área mostra que o meio satisfaz suas exigências comuns, mas só a coexistência repetida, dessas mesmas espécies, em numerosos levantamentos, permite falar de comunidade (DAJOZ, 1978). Segundo DAJOZ (1978), toda comunidade contém um certo número de elementos que podem existir em outras comunidades, mas não coexistem senão numa só, e é esta combinação de espécies ou conjunto característico que caracteriza, portanto, uma comunidade. Assim, quando este conjunto característico não aparece *a priori*, deve-se buscar os fatores que estão atuando para moldar a distribuição das comunidades nas suas diversas localidades.

Os animais partilham os recursos ambientais de três formas básicas: temporalmente, espacialmente e troficamente, isto é, as espécies diferem no tempo de atividade, nos locais de exploração e/ou tipo de alimento que elas comem. Estas diferenças nos padrões de atividade separam nichos, reduzem a competição e, presumivelmente, permitem a coexistência de uma variedade de espécies (HUTCHINSON, 1957a; MacARTHUR, 1972).

Segundo PIANKA (1973), o número de espécies coexistindo em uma comunidade pode diferir em quatro modos distintos: (a) comunidades mais diversas podem possuir maior variedade de recursos disponíveis e/ou (b) as espécies que as compõem podem, na média, usar uma menor extensão destes recursos disponíveis (o primeiro corresponde, grosseiramente, a “mais nichos”, “um maior espaço de nicho total” ou “mais dimensões de nicho” e o último a “nichos menores”); (c) duas comunidades com as mesmas distribuições de recursos e proporções de utilização dos padrões por espécie, podem também diferir na densidade de espécies, com alterações nas proporções do grau de sobreposição no uso dos recursos disponíveis; assim, maior sobreposição implica que mais espécies irão explorar cada recurso (esta situação pode ser descrita como “menor exclusividade de nicho” ou “maior sobreposição de nicho”); (d) finalmente, algumas comunidades podem não conter um total de espécies que poderia concebivelmente suportar e a densidade de espécies poderia então variar com a amplitude na qual os recursos disponíveis são realmente explorados por tantas diferentes espécies quanto possíveis (isto é, com o grau de saturação das espécies ou número do então chamado nicho vazio).

A distribuição espacial das espécies está relacionada com adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais, bem como com o modo reprodutivo característico de cada espécie (CRUMP, 1971; POUGH *et al.*, 1977; CARDOSO *et al.*, 1989). Como adaptação morfológica associada à distribuição espacial, tem-se a presença de discos adesivos nos hilídeos, o que poderia explicar o fato dessas espécies apresentarem maior riqueza em locais onde haja estratificação vertical (CARDOSO *et al.*, 1989). Diferenças fisiológicas em relação à perda de água ou tolerância à falta de água são responsáveis pela seleção de microhabitats e pelos padrões de atividade de espécies de anuros de deserto (POUGH *et al.*, 1977; McCLANAHAN *et al.*, 1994). Como adaptações comportamentais, temos a plasticidade comportamental exibida por algumas espécies (CARDOSO *et al.*, 1989), permitindo-as sobreviver em um maior número de habitats, sem problemas quanto à distribuição espacial com as demais espécies. Ainda segundo KELT (1997), existe, claramente, um padrão espacial nos fatores que determinam a distribuição das classes corporais de tamanho dentro de uma assembléia.

A diversidade de espécies está associada, quanto ao componente espacial, ao uso diferenciado do espaço pelas distintas populações: por convenção, este componente se divide, por sua vez, em componentes horizontais e verticais.

5.2.1 – Distribuição Vertical e Horizontal

Em relação a um nível geográfico, as espécies se substituem umas às outras horizontalmente à medida que se desloca de um habitat para outro. Uma substituição semelhante de espécies se produz horizontalmente e verticalmente dentro dos habitats (PIANKA, 1982). Assim, uma comunidade incluirá maior diversidade de espécies se esta área abranger uma heterogeneidade espacial e se cada tipo de formação dentro dela apresentar maior estratificação vertical (NASCIMENTO, 1991).

Diversos autores notaram segregação ecológica entre as espécies de anuros que ocupam sítios comuns para canto e desova relacionada às características físicas do ambiente (RABB, 1973) e alguns padrões definidos na distribuição das espécies foram encontrados por CRUMP (1974), tendo sido interpretadas como resultantes de interações bióticas e parâmetros físicos do ambiente que determinariam partilha espacial dos sítios de reprodução. O relacionamento entre segregação espacial das espécies (escolha de sítios de vocalização e oviposição) e diferentes necessidades específicas referentes a diferentes modos reprodutivos, também tem sido demonstrado por diversos estudos (CRUMP, 1971; DUELLMAN, 1989a; BERNARDES & ANJOS, 1999). Segundo TOFT (1985), os padrões de partilha de recursos em anuros resultam da interação de diversos fatores que podem variar em intensidade. Os sítios de vocalização são atributos característicos das espécies e estão relacionados primariamente com sua morfologia e tamanho (DIXON & HEYER, 1968; CRUMP, 1971; HÖDL, 1977).

No presente estudo, a distribuição espacial das espécies esteve intimamente relacionada às adaptações morfológicas e, em algumas espécies, ao modo reprodutivo, como já observado em outros estudos em áreas temporárias (e.g. ABRUNHOSA, 2001). A grande estratificação vegetal verificada na lagoa permitiu ampla distribuição dos hilídeos na comunidade estudada, que foi a família mais diversificada e abundante na lagoa. Segundo DUELMANN (1967), o tamanho e o peso da espécie também influenciam no tipo de poleiro utilizado pelos hilídeos, que pôde ser observado através da ocupação diferenciada entre hilídeos grandes e pequenos da comunidade aqui estudada. Estas espécies arborícolas (hilídeos) dispõem de discos adesivos, funcionando como eficientes ventosas que permitem a ocupação deste estrato, enquanto que espécies terrestres, mais especificamente os leptodactilídeos presentes no local de estudo, possuem focinhos mais adaptados, utilizados para escavar a terra, como no caso daqueles que constroem câmaras subterrâneas, como *I. fuscus* (e.g. SAZIMA, 1975), embora este comportamento não tenha sido observado para os indivíduos nesta espécie no local do presente estudo.

Já para *L. ocellatus*, um leptodactilídeo de grande porte, sua distribuição parece estar mais relacionada ao modo reprodutivo, assim como, para *B. paracnemis*, que depositam seus ovos no mesmo sítio de vocalização. Ainda assim, adaptações morfológicas relacionadas ao porte destes animais (tamanho e peso) devem contribuir para que estas espécies sejam terrestres. Com relação à associação da distribuição espacial com modos reprodutivos característicos de cada espécie, foi possível observar alguns padrões esperados. Espécies com modo reprodutivo especializado deveriam apresentar pequena variação ou amplitude da distribuição vertical e horizontal. *Hyla faber* desova em ninhos em forma de “painéis” construídos pelos machos, enquanto que *L. fuscus* desova em tocas ou em câmaras subterrâneas construídas pelos machos, embora possa desovar sobre a superfície da água em meio a gramíneas e vegetação flutuante como registrado na área de estudo, sendo, portanto, consideradas espécies mais especializadas.

Desta forma, estas espécies foram mais abundantes na terra, especialmente os leptodactilídeos, uma vez que *H. faber* também apresentou atividade de vocalização empoleirada, e apresentaram pequena variação em relação à distância da água. *Leptodactylus ocellatus* apresentou grande fidelidade quanto ao sítio de vocalização e fêmeas ovuladas foram encontradas ocupando os mesmo microhabitats dos machos e, como esperado, foi registrada uma amplitude mínima na sua distribuição espacial. Por outro lado, espécies de reprodução generalista, caracterizada por uma desova aquática e desenvolvimento larval em ambientes lênticos (DUELLMAN & TRUEB, 1986), deveriam apresentar maior flexibilidade na ocupação ambiental, uma vez que, a princípio, a única necessidade imposta pelo modo generalista seria a existência de um corpo d'água (ABRUNHOSA, 2001). Porém, *B. paracnemis* foi extremamente fiel ao sítio de vocalização e desova. Embora tenham sido encontrados reproduzindo em toda a lagoa, os coros de *B. paracnemis* eram encontrados sempre associados à água, parcialmente imersos sobre a vegetação flutuante, apresentando variação apenas na profundidade específica. As desovas e agregações de girinos foram encontradas exatamente nos mesmo pontos anteriormente ocupados pelos coros de machos *B. paracnemis*. As demais espécies para as quais foram observadas desovas, são consideradas generalistas quanto ao modo reprodutivo, depositando suas desovas na água. Todas estiveram intimamente associadas à água e todas apresentaram certo grau de variação em relação à distribuição vertical e profundidade específica.

Um fato que chama atenção é que todos os hilídeos apresentaram o mesmo padrão em relação à distribuição horizontal, ou seja, todos foram encontrados no interior da lagoa, empoleirados em vegetação emergente, sobre vegetação aquática ou, no caso de *H. faber*, parcialmente imersa no chão ou sobre vegetação flutuante. Para os hilídeos pequenos, este padrão pode estar associado a uma maior taxa de dessecação para espécies de tamanho corporal reduzido, em relação às grandes, uma vez que a relação entre superfície e volume corporal é maior em espécies pequenas. Para *H. faber*, este padrão parece estar mais associado ao seu modo reprodutivo.

Para as classes de idade, a distribuição diferenciada entre elas e entre estas e os indivíduos adultos parece ser decorrente principalmente de fatores físicos como peso e tamanho corporal, o que permitiu, por exemplo, que jovens de *L. ocellatus* fossem encontrados sobre folhas de vegetação aquática, o que seria pouco viável para os indivíduos adultos. As adaptações morfológicas observadas para os indivíduos adultos também parecem atuar nas outras classes de idade, de forma que, por exemplo, indivíduos jovens e/ou sub-adultos de *B. paracnemis* só foram encontrados ao mesmo nível da água.

Segundo CRUMP (1982), quanto maior a diversidade reprodutiva, mais espécies podem coexistir, talvez em função de maior partição de recursos. Das três famílias registradas na lagoa, seis espécies pertencem à família Hylidae e dois modos reprodutivos foram observados, a família Leptodactylidae, composta por cinco espécies, apresentou dois modos reprodutivos e a família Bufonidae, com apenas uma espécie registrada na lagoa, um modo reprodutivo.

Os resultados encontrados na MANOVA/ANOVA e nos contrastes planejados para a distribuição espacial comprovam a preferência dos leptodactilídeos e de *B. paracnemis* pelo estrato terrestre e dos hilídeos pelo estrato arbóreo, ainda que os machos em atividade de vocalização de *H. faber* tenham sido mais abundantes no mesmo nível das espécies terrestres (horizontal), porém parcialmente imersos, podendo ser explicados por características comportamentais específicas para as espécies deste grupo (espécies do grupo *Hyla boans*). A distribuição espacial diferenciada entre hilídeos grandes e pequenos pode ser explicada pelo próprio tamanho e peso das espécies (e.g. DUELLMAN, 1967) e para *H. faber* também pelo seu modo reprodutivo. A posse de expansões digitais confere a este grupo uma vantagem adaptativa sobre as espécies terrestres (CARDOSO *et al.*, 1989; POMBAL, 1997) e ainda permite uma estratificação vertical adicional em espécies que vocalizam sintopicamente (BERTOLUCI & RODRIGUES, 2002a), o que poderia estar contribuindo para a partilha do espaço vertical registrado para hilídeos pequenos da comunidade estudada.

CRUMP (1971) observou que espécies que se acasalam simpatricamente demonstram partilha dos sítios de vocalização, com seleção de tipos fisionômicos de vegetação característicos e altura relativamente constante em relação à água: espécies grandes e pesadas geralmente vocalizam no chão ou sobre poleiros robustos, como galhos de árvores, enquanto espécies pequenas normalmente vocalizam em folhas, capins ou pequenos galhos de vegetação emergente ou marginal. No presente estudo, este mesmo padrão foi encontrado. Dentre os hilídeos grandes, *S. aff. eurydice* ocupou preferencialmente ramos de vegetação arbustiva e os machos de *H. faber* que vocalizaram empoleirados ocuparam troncos de vegetação arbustiva, bem consistentes e mais altos. Já os hilídeos pequenos, em função de seu tamanho e peso, apresentaram grande amplitude quanto à ocupação de substratos, desde vegetação aquática até galhos e folhas de vegetação arbustiva, porém não apresentaram um padrão quanto à altura da água, sendo apenas observado que nos períodos reprodutivos estas espécies ocuparam poleiros mais baixos e mais próximos à água. Provavelmente, as altas densidades de hilídeos pequenos, principalmente nos estádios E1 e E4 da lagoa, contribuíram para que os indivíduos destas espécies ocupassem amplo espectro da variável altura da água, impedindo que um padrão único de distribuição vertical pudesse ser inferido. Dentre estas espécies, *H. minuta* foi a que apresentou maior plasticidade comportamental quanto à ocupação espacial (grande amplitude na ocupação bidimensional do espaço vertical). ABRUNHOSA (2001) encontrou estes mesmo resultados, inclusive para o padrão comportamental exibido por *H. minuta*. Segundo ETGES (1987), a pequena influência de altura dos sítios e distância do corpo d'água mais próximo na diferenciação das espécies pode ser devida a variações na estrutura da vegetação e localização dos sítios de oviposição, que causam uma certa plasticidade na escolha de sítios de vocalização no que se refere a estas variáveis.

A distribuição diferenciada entre leptodactilídeos grandes e pequenos não parece clara, mas talvez possa ser explicada pelos diferentes locais de postura verificados para *L. ocellatus* (leptodactilídeo grande) e *L. fuscus*, *P. cuvieri* e *P. centralis* (leptodactilídeos pequenos). Apesar das quatro espécies apresentarem desova em espuma, os machos de *L. ocellatus* vocalizaram exclusivamente nas margens alagadas da lagoa, no chão parcialmente imersos, em meio a vegetação densa e encoberta, sendo que desovas foram encontradas na superfície da água, no interior da lagoa, ancoradas apenas em tufo de vegetação emergentes e esparsas na água. Já os machos de *L. fuscus* vocalizaram preferencialmente no chão úmido, próximo a água e em áreas de charco, onde foram observadas as desovas.

As duas espécies de *Physalaemus* vocalizaram preferencialmente em áreas de charco, sob densa vegetação rasteira, ao longo das margens da lagoa; suas desovas foram depositadas em meio a gramíneas, vegetação flutuante e detritos encontrados nas áreas encharcadas utilizadas como sítio de vocalização e de postura.

A ocupação diferenciada entre habitats verticais e horizontais encontradas para algumas espécies pode ser explicada por diferenças na utilização do espaço que provavelmente refletem diferenças taxonômicas que podem, por sua vez, ser responsáveis por diferenças no uso de outros recursos, como alimentação (SLUYS & ROCHA, 1998).

De forma geral, as espécies da comunidade estudada apresentaram partilha quanto à ocupação espacial, o que pôde ser comprovado pelos resultados da análise de variância (MANOVA/ANOVA) e dos contrastes planejados. Alguns poucos estudos realizados em ambientes temporários encontraram partilha espacial entre as espécies das comunidades estudadas (*e.g.* CRUMP, 1971; BERNARDES & ANJOS, 1999; ABRUNHOSA, 2001). Contudo, por outro lado, muitos trabalhos não encontraram partilha espacial entre as espécies da comunidade (*e.g.* CRUMP, 1971; DONNELLY & GUYER, 1994; BLAMIRE *et al.*, 1997; POMBAL, 1997). ABRUNHOSA (2001) sugere que, talvez, tais resultados sejam consequência do tipo de análise realizada, haja vista que em seu estudo, assim como no presente trabalho, foi realizada uma análise fina da distribuição vertical e horizontal das espécies das respectivas comunidades (análise bidimensional do espaço), o que provavelmente garantiu os resultados observados.

Os resultados das análises de distribuição vertical e horizontal sugerem que o fator filogenético pode ter importante função na segregação espacial das espécies, principalmente entre espécies mais aparentadas ou congenéricas.

5.2.2- Seleção de Microhabitats

Para HEYER *et al.* (1990), uma das diferenças envolvendo os componentes de uma guilda certamente envolve diferenças no habitat.

BLAIR (1973) propõe que a heterogeneidade espacial influencia a composição de espécies de um determinado ambiente. Preferências por determinadas feições ambientais, pelas várias espécies de anfíbios anuros, têm sido mencionadas por diversos autores em estudos no norte da América do Sul (DUELLMAN, 1978; CRUMP, 1974; HEYER, 1976) e também no sudeste do Brasil (JIM, 1980; CARDOSO, 1986; FEIO, 1990; HEYER *et al.*, 1990; NASCIMENTO, 1991; SILVANO, 1999; BERTOLUCI & RODRIGUES, 2002a).

Tais preferências foram relacionadas não só com a cobertura vegetal, mas também com as características dos corpos d'água, influências antrópicas e micro-opções de ocupação dentro de cada habitat. Outros estudos têm tratado da distribuição espacial dos anuros em microhabitats dentro de uma pequena área ou ambiente delimitado, como uma poça ou represa (e.g. CARDOSO *et al.*, 1989; PAPP, 1997; POMBAL, 1997; ETEROVICK, 1998; ABRUNHOSA, 2001), onde também pode-se encontrar diferentes preferências na ocupação ambiental, muitas vezes relacionadas ao tipo de reprodução das diferentes espécies. Apesar da lagoa temporária da região da Lapinha possuir diferentes tipos de vegetação (herbácea, arbórea, capinzal, aquática, flutuante, etc.), esta se distribui uniformemente ao longo de toda a área de estudo. É interessante observar, que várias espécies (por exemplo, *H. minuta*, *H. rubicundula*, *S. aff. eurydice*) apresentaram distribuição ao longo de toda a lagoa. Talvez, essa homogeneidade na distribuição da vegetação possa ser um dos fatores que estejam contribuindo para a ampla distribuição de algumas espécies da comunidade estudada.

Vários estudos têm demonstrado a associação entre espécies e ambientes determinados para reprodução (e.g. INGER *et al.*, 1986; ETGES, 1987; ETEROVICK, 1998). Considerando-se que a escolha de microambientes para vocalização e desova influenciam no sucesso reprodutivo dos anuros de modo significativo, esta escolha deve resultar de fortes pressões seletivas (TOWNSEND, 1989), sendo pouco provável a ocorrência de alteração na mesma a cada vez que uma espécie coloniza uma nova localidade onde precise integrar-se a uma comunidade diferente (ETEROVICK, 1998). ROSSA-FERES (1997) verificou constância no uso de sítios de vocalização por anuros de várias espécies em diversas localidades do Estado de São Paulo.

DUELLMAN (1967) considera as preferências das espécies por determinados microhabitats como mecanismos de isolamento. HÖDL (1977) assume que, juntamente com as diferenças na estrutura do canto, os sítios de vocalização também são de importância primária para o reconhecimento específico e evitam hibridação.

Em contrapartida, CRUMP (1971) considera que a partilha espacial evoluiu em função de atributos estruturais e comportamentais de cada espécie e não como mecanismo de isolamento reprodutivo necessário para garantir a manutenção de características específicas. Seja qual for a causa desse fenômeno, ainda assim a partilha espacial garante uma maior eficiência no acasalamento e redução do gasto energético (CRUMP, 1971). Segundo ETGES (1987), a seleção do sítio de vocalização parece ser uma extensão filogenética adicional ao comportamento de isolamento acústico em muitas espécies de anuros.

Uma explicação aceita para a evolução da partilha de sítios de vocalização é a tendência resultante de reduzir as chances de acasalamento interespecífico (CRUMP, 1971). Diversos estudos têm mostrado que, em grandes agregações reprodutivas, normalmente não ocorre a partilha espacial (*e.g.* CRUMP, 1971; DONNELLY & GUYER, 1994; BLAMIRE *et al.*, 1997; POMBAL, 1997) e, mesmo assim, o isolamento reprodutivo interespecífico é mantido, com exceção de espécies sincronopátridas muito aparentadas, que possuem parâmetros acústicos semelhantes entre si (HADDAD *et al.*, 1994; POMBAL, 1997).

Segundo DUELLMAN (1989), dentro de cada um dos macrohabitats (poça, riacho, mata, dentre outros), existe diferença na utilização dos microhabitats. Para INGER (1969), fatores históricos podem ser mais importantes na distribuição dos nichos das espécies, do que forças ecológicas contemporâneas, para espécies filogeneticamente aparentadas com tendência a estarem associadas a um mesmo tipo de ecológico. Por outro lado, ZIMMERMAN & SIMBERLOFF (1996) sugerem que talvez exista restrição filogenética na distribuição de espécies pelos macrohabitats, mas quem é responsável pela estreita distribuição dentro destes habitats (quem é responsável pela seleção de microhabitats) é a seleção atual, resultante de interações bióticas e abióticas na área estudada. Segundo HÖDL (1977), os diferentes sítios de vocalização utilizados pelos machos podem desempenhar certo papel no isolamento reprodutivo, se a presunção de que uma correlata preferência por estruturas ambientais pelas fêmeas coespecíficas for aceita. Os sítios de vocalização são atributos característicos das espécies e estão relacionados primariamente com sua morfologia e tamanho (DIXON & HEYER, 1968; CRUMP, 1971; HÖDL, 1977). Segundo INGER (1969), existem três sérias limitações ao se trabalhar com nichos: (a) a primeira é que os nichos não podem ser completamente definidos; sempre restará algumas dimensões desconhecidas; (b) a segunda é que ainda necessita-se de um satisfatório e rigoroso método para se mensurar as dimensões de um nicho; (c) a terceira, o que é verdade para um grupo de animais pode não ser para outro.

Nessa análise, a caracterização de nichos dependeu de oito principais atributos: tamanho do animal; posição no rio (ao longo do curso d'água, distante do leito do rio e altura do solo); forma de distribuição; movimentos dos indivíduos; grau de restrição a habitats fragmentados; dieta; habitat dos girinos; distribuição temporal (INGER, 1969). A sobreposição do nicho quantifica a amplitude da partilha dos recursos entre duas espécies (KRZYSIK & MILLER, 1979), ao passo que a largura do nicho quantifica a diversidade ou amplitude da utilização dos recursos por uma dada espécie (KRZYSIK & MILLER, 1979).

Com exceção de *P. centralis* e *P. cuvieri*, que apresentaram alta taxa de sobreposição de nicho, e *H. minuta* e *H. rubicundula*, que apresentaram um baixo índice de sobreposição de nicho, todos os demais pares de espécies em atividade reprodutiva na lagoa não apresentaram sobreposição nos sítios de vocalização durante os diferentes estádios da lagoa. Mesmo sendo morfologicamente semelhantes, estas espécies possuem cantos de anúncio bastante distintos, o que, segundo DUELLMAN (1967), é suficiente para eliminar o risco de hibridação. Contudo, espécies compartilhando sítios reprodutivos idênticos dificilmente podem ser reprodutivamente isoladas através de sutis diferenças em suas preferências por posições específicas de vocalização (HÖDL, 1977). *Physalaemus centralis* e *P. cuvieri* apresentaram alta sobreposição de nicho quanto à utilização do microhabitat, porém pôde ser observado que as maiores agregações de machos de *P. cuvieri* em atividade de vocalização encontravam-se em áreas ligeiramente mais afastadas das margens da lagoa em relação às agregações de machos de *P. centralis*. Em adição, os machos de *P. cuvieri* apresentaram maior preferência por vocalizarem em áreas extremamente densas, enquanto que machos de *P. centralis* também foram observados vocalizando em áreas mais esparsas ou totalmente abertas. Ainda assim, segundo HÖDL (1977), a vocalização de anúncio obviamente aparenta ser o mecanismo de isolamento reprodutivo pré-zigótico mais importante entre espécies encontradas dentro de um mesmo tipo de vegetação. Isto parece ser verdadeiro para as espécies do gênero *Physalaemus* registradas na área de estudo, que, em vários pontos da lagoa, apresentaram uma mesma distribuição ao longo do gradiente de utilização do microhabitat. Dentre as espécies registradas no presente estudo, verificou-se ainda que *B. paracnemis* e todos os leptodactídeos, independente do tamanho, vocalizaram sempre ao nível da água, ainda que em microhabitats diferentes.

Vários trabalhos com comunidades de anfíbios anuros, em localidades distintas, vêm demonstrando que, se considerarmos as espécies de acordo com categorias de tamanho, há um máximo de três espécies de tamanhos similares utilizando um mesmo tipo de microambiente (e.g. DUELLMAN, 1967; HÖLDT, 1977; CARDOSO *et al.*, 1989; HADDAD & SAZIMA, 1992; PAPP 1997; ETEROVICK, 2001). Analisando a similaridade da utilização de sítios de vocalizações de uma comunidade de anfíbios anuros, ROSSA-FERES & JIM (2001) ressaltaram que, para as variáveis ecológicas do sítio de vocalização, que envolvem características ambientais como distância da margem e altura e tipo de substrato, a sobreposição parece decorrente mais do tamanho corporal que de relações de parentesco.

Assim, para a seleção de microhabitats, as espécies que apresentaram algum grau de sobreposição de nicho, durante os diferentes estádios da lagoa, foram aquelas com classes de tamanho semelhantes (*P. centralis* e *P. cuvieri*, e *H. minuta* e *H. rubicundula*).

Apesar da maioria das espécies já ter sido registrada com distribuição vertical e horizontal distintas em outras localidades, algumas delas exibem comportamento mais flexível quanto à utilização dos microambientes para vocalização. *Hyla minuta*, *H. rubicundula*, *B. paracnemis* e *H. faber* foram observadas utilizando, em outras localidades, microambientes distintos daqueles registrados na área de estudo (e.g. CARDOSO *et al.*, 1989; FEIO, 1990; NASCIMENTO 1991; POMBAL, 1997; BLAMIREs *et al.*, 1997; PAPP, 1997; BERNARDES & ANJOS, 1999; SILVANO 1999; ABRUNHOSA, 2001). Essa flexibilidade comportamental permite classificar essas quatro espécies como generalistas (ROSSA-FERES, 1997). As demais espécies demonstraram padrão menos variável quanto à ocupação dos microhabitats, sendo provavelmente mais especialistas quanto ao uso destes. Porém, são necessários mais estudos abordando o comportamento de algumas das espécies encontradas no local, para que seja possível confirmar ou não esses padrões em um nível geográfico mais amplo.

Os resultados da análise de agrupamento para as quatro variáveis ecológicas confirmam a segregação na utilização de microhabitat e a ocupação diferenciada desses recursos entre as espécies mais aparentadas e/ou de classes de tamanho semelhantes, excetuando-se *P. centralis* e *P. cuvieri*.

CRUMP (1974, 1982) observou que a especificidade de sítios de vocalização parece não depender das densidades das espécies individuais, mas da composição das agregações. Embora essa especificidade tenha sido registrada para certas espécies em atividade de vocalização como *P. centralis*, *P. cuvieri*, *H. faber* e *B. paracnemis*, alguns dados da área de estudo parecem sugerir o contrário: *H. minuta* e *S. fuscumarginatus* tenderam a ocupar sítios de vocalização alternativos somente nos períodos em que formaram agregações, quando ambas as espécies utilizaram-se, em momentos distintos, de poleiros mais elevados de uma área de capinzal e de touceiras de vegetação herbácea e arbustiva; nenhuma diferença relacionada à variação na composição das agregações foi percebida. Para o caso de *H. minuta*, esse fenômeno poderia ser explicado pela necessidade da manutenção de espaçamento entre os machos, evidenciada pelas intensas interações acústicas (obs. pess.) observadas durante a formação dessas agregações e pela espécie exibir um comportamento territorial (POMBAL, 1995) como observado por WELLS (1977) e CARDOSO & HADDAD (1984).

No caso de *S. fuscomarginatus*, a necessidade de manutenção de espaçamento entre os machos ativos também poderia estar gerando esse fenômeno, uma vez que em certas ocasiões em que a densidade de machos vocalizantes era alta, pôde ser observado que alguns machos emitiam uma nota introdutória diferenciada durante os cantos de anúncio. Além disso, por vezes foram encontrados indivíduos em postura típica de macho satélite, o que também foi observado por POMBAL (1995) e por C. F. B. Haddad (com. pess.). BERTOLUCI & RODRIGUES (2002a) estudando uma taxocenose de anuros da Mata Atlântica no sudeste do Brasil, encontraram resultados semelhantes, que corroboram a existência de comportamentos contrários aos observados por CRUMP (1974, 1982). *Physalaemus centralis* e *L. fuscus* também utilizaram-se de sítios de vocalização alternativos quando expostos a alta densidade, sem também ter sido verificada nenhuma diferença na variação da composição das agregações. Neste caso, quando as agregações apresentavam densidades muito elevadas, machos de *P. centralis* foram avistados vocalizando desabrigados da vegetação, o que não foi observado em situações de menor densidade. Já *L. fuscus* ocupava áreas das margens mais próximas da água no interior da lagoa no início de suas atividades, quando a densidade de indivíduos era menor. À medida que a densidade foi aumentando, os indivíduos passaram a vocalizar cada vez mais afastados da água. Grandes diferenças na densidade e no número de sítios reprodutivos utilizados ao longo dos anos são comuns para os anfíbios, provavelmente devido às fortes influências dos parâmetros ambientais e por causa do típico ciclo reprodutivo desses organismos (HEYER *et al.*, 1994).

Segundo HEYER *et al.* (1994), informações sobre microhabitats são essenciais para se determinar distribuições ecológicas, onde se combinado todos os dados de um esquema de classificação de microhabitat, é possível descrever a distribuição ecológica para cada espécie em um local e compará-las com outras áreas, como pôde ser observado para algumas espécies encontradas na área de estudo.

Segundo HOWARD (1978), o sucesso reprodutivo de anuros depende, entre vários fatores, da escolha de um sítio apropriado para desova. Ninhos em espuma, como os que envolvem as desovas de *L. fuscus*, *L. ocellatus*, *P. centralis* e *P. cuvieri* observadas na área de estudo, podem ajudar a manter uma temperatura favorável (GORZULA, 1977), assim como dificultar o acesso de pequenos predadores aos ovos (MAGNUSSON & HERO, 1991). Cápsulas gelatinosas resistentes, como as de *H. rubicundula* observadas na área de estudo, também dificultam sua manipulação por pequenos predadores (HOWARD, 1978). Em algumas espécies como *P. centralis* e *P. cuvieri*, os sítios de vocalização e desova foram os mesmos.

As desovas de hilídeos e leptodactilídeos apresentaram segregação completa quanto ao sítio de postura. Tanto em desovas que não contam com adaptações tão especializadas para sua proteção, quanto em desovas altamente especializadas, até mesmo a vegetação e a estrutura do sítio em que são depositadas podem influenciar nas taxas de sobrevivência dos embriões (HOWARD, 1978; TOWNSEND, 1989).

Segundo SKELLY (1977), girinos enfrentam um “*trade off*” entre a manutenção de um alto nível de atividade alimentar, sob alto risco de predação, para atingir o tamanho necessário para a metamorfose o mais cedo possível, e um nível mais baixo de atividade, reduzindo os riscos de predação, sob o custo de um crescimento mais lento. Em um extremo, estão girinos de ambientes efêmeros e sujeitos a poucos predadores, enquanto no outro estão ambientes permanentes ricos em predadores vertebrados e invertebrados (SKELLY, 1997). Girinos têm a capacidade de reduzir suas atividades alimentares na presença de predadores (PETRANKA, 1989; SKELLY, 1997), sendo que alimentação deficiente resulta um tempo mais longo para atingir a metamorfose, tamanho menor no momento da metamorfose ou uma combinação de ambos (WILBUR, 1977; NEWMAN, 1989; MURRAY, 1990; SKELLY & WERNER, 1990). Sendo assim, a plasticidade comportamental dos girinos, apesar de existir (ALFORD, 1986; NEWMAN, 1989; SKELLY, 1977), é limitada por suas restrições específicas e pelas características do ambiente em que vivem (SKELLY, 1977).

Ambientes mais efêmeros, por apresentaram menos riscos de predação para girinos em relação a ambientes permanentes (HEYER *et al.*, 1975; SMITH, 1983; SKELLY, 1977), tornam a ocorrência de competição mais provável (SKELLY, 1977) quando os níveis de predação são muito baixos e permitem a ocorrência de altas densidades de girinos (SMITH, 1983), que podem competir por interferência ou por extrapolação (ALFORD, 1986). Entretanto, predadores invertebrados, abundantes em muitos corpos d’água temporários, alimentam-se de girinos de várias espécies de anuros indiscriminadamente e podem manter suas populações em níveis baixos o suficiente para evitar competição (MORIN, 1983). A utilização diferencial de microhabitats por girinos foi demonstrada em várias comunidades de anuros (HEYER, 1976; ALFORD, 1986; INGER *et al.*, 1986; DIAZ-PANIAGUA, 1987; BARRETO & MOREIRA, 1996; WILD, 1996), sendo geralmente interpretada como um dos principais mecanismos que evita sobreposição de nichos entre espécies coexistentes ou, ainda, como resultado de pressões de predação ou preferências alimentares específicas (INGER *et al.*, 1986; DIAZ-PANIAGUA, 1987; CARDOSO *et al.*, 1989).

No presente estudo, foram observados girinos de diversas espécies utilizando microhabitats distinto na lagoa, seja em relação à profundidade da coluna d'água no local de ocorrência ou por características da vegetação no local.

Para algumas espécies, como *L. fuscus* e *B. paracnemis*, foram encontradas grandes densidades de girinos, apesar da presença de vários predadores potenciais como invertebrados aquáticos diversos, peixes e aves (obs. pess.). O tipo de reprodução explosiva e o tipo de desova, em fita, além do comportamento gregário comum aos girinos, observada em *B. paracnemis*, podem ser os responsáveis pelas altas densidades de girinos registradas. Além disso, os girinos de *B. paracnemis* foram encontrados em pontos mais profundos da lagoa, onde a presença de invertebrados aquáticos, tidos como potenciais predadores, era menor. Talvez, a associação desses fatores tenha contribuído para um curto período de desenvolvimento dos girinos desta espécie, uma vez que foram observados apenas durante curto período de tempo. Já para *L. fuscus*, foram encontradas altas densidades de girinos em vários pontos alagados próximos às margens da lagoa, onde havia grande abundância de potenciais invertebrados aquáticos predadores, sendo que estes estiveram presentes por muito mais tempo na lagoa. Este fato sugere que os girinos desta espécie possam reduzir sua atividade de alimentação para reduzir os níveis de predação, elevando, por outro lado, seu período de desenvolvimento. Para as demais espécies, principalmente para os hilídeos, não foram encontradas altas densidades de girinos.

Segundo HEYER *et al.* (1975), o risco de predação de girinos por predadores invertebrados parece não ser afetado pelo tipo de microambiente utilizado. Assim, pode-se inferir que a distribuição dos girinos da área de estudo, por microhabitats, reflete, antes de pressões de competição ou predação, suas necessidades ecológicas determinadas por morfologia, fisiologia e dieta de cada espécie (INGER *et al.*, 1986; ALTIG & JOHNSTON, 1989; BARRETO & MOREIRA, 1996). ROSSA-FERES (1997) observou constância no uso de microambientes por girinos de várias espécies de anuros em diversos corpos d'água sujeitos a climas distintos no Estado de São Paulo, o que indica a existência de preferências específicas por determinadas características. Sendo assim, predação, supostamente, influi na abundância e na distribuição de girinos por ambientes, mas não é o principal fator determinante de sua distribuição por microambientes, a qual deve depender mais das pré-adaptações de cada espécie, ressaltando que a maior importância dada a determinados fatores na estruturação da comunidade de girinos não exclui os outros (ETEROVICK, 1998).

No presente estudo, a utilização tridimensional do espaço parece ter exercido importante papel na partilha ao longo das dimensões seleção de microhabitat e distribuição espacial, uma vez que as espécies de hábito trepador vocalizaram todas no interior da lagoa, seja parcialmente imersas no chão ou sobre vegetação flutuante (*H. fuber*) ou empoleiradas na vegetação emergente ou sobre vegetação aquática (demais hilideos). Desta forma, o estrato vertical cria um espaço tridimensional para o estabelecimento de microhabitats e, segundo MESERVE (1977), o uso de áreas de vida tridimensionais proporciona um meio de reduzir a competição entre espécies congênicas. Segundo CARDOSO *et al.* (1989), em áreas abertas, ao contrário de áreas de mata, o número de espécies é maior do que o número de microhabitats disponíveis como sítios de canto. Embora o local do presente estudo caracterizar-se por ser um ambiente tipicamente aberto, em área de cerrado “*lato sensu*”, o número de espécie não foi menor do que o número de microhabitats, contrariando os resultados obtidos em alguns estudos (e.g. POMBAL, 1995). A análise mais refinada da utilização dos sítios de canto revelou que o número de microhabitats disponível era superior ao número de espécies registradas durante o período de estudo. Talvez, este fato tenha contribuído para a segregação dos sítios de vocalização preferenciais observados para as espécies da comunidade estudada. A maioria das espécies apresentou grande amplitude de nicho, podendo ser consideradas generalistas. LEVINS (1968) argumenta que nicho amplo é característico de espécies adaptadas a habitats instáveis e imprevisíveis, situação que se enquadra a lagoa temporária estudada, sujeita a fortes variações no mês de início da estação chuvosa e na duração do volume de água acumulada.

Embora a grande amplitude verificada para o sítio de vocalização parecer uma adaptação necessária à sobrevivência nesse habitat e gerar, como consequência, alta sobreposição espacial entre as espécies (ROSSA-FERES & JIM, 2001), no presente estudo poucas espécies apresentaram sobreposição do nicho microhabitat. Para *P. centralis* e *P. civieri*, que apresentaram alto índice de sobreposição, a seleção de sítios de vocalização parece não ser um importante mecanismo de isolamento reprodutivo.

Alterações nas preferências de determinados sítios de corte foram observados para machos ativos de algumas espécies como *H. minuta*, *H. rubicundula* e *S. aff. eurydice*, que ocuparam microhabitats variados durante a estação reprodutiva. Segundo CARDOSO (1981), isso diminui a importância da preferência mantida durante o restante da estação.

Dessa forma, segundo CARDOSO (1981), para que o sítio de corte fosse considerado mecanismo de isolamento entre as espécies com preferências variáveis, seria necessária a ação conjunta de mecanismos pós-zigóticos de isolamento, que não são comuns na natureza provavelmente por exigirem investimento de material e energia em gametas inviáveis. Contudo, a ocupação de microhabitats diferentes em situações ou épocas distintas, pode ser uma estratégia utilizada por algumas espécies para evitar a sobreposição dos sítios de vocalização em momentos desfavoráveis, por exemplo durante períodos de alta densidade de indivíduos e/ou espécies. Em adição, WELLS & SCHWARTZ (1982) constaram que variações acústicas dos sítios de canto podem influenciar o sucesso dos machos para atrair as fêmeas, porém não há evidências de que os machos escolham seus sítios de canto em função das características acústicas do ambiente (CARDOSO *et al.*, 1989).

Apesar de algumas espécies terem apresentando variação na ocupação dos sítios de vocalização, neste estudo foi observado que a maioria das espécies apresentou preferência por um determinado microhabitat, porém distribuição em manchas só foi verificada para algumas espécies como *L. ocellatus* e *H. faber*. Outras espécies, como *H. minuta*, formaram agregações apenas em alguns períodos do ano. De acordo com WELLS (1977), machos de diversas espécies tendem a se distribuir de forma agregada. RYAN *et al.* (1981) consideram que diferenças nas qualidades dos recursos possam ser responsáveis por essa agregação. No entanto, apesar de algumas espécies apresentarem grande seletividade na utilização de microhabitat, como *P. cuvieri*, estas foram encontradas, agregadas ou não, ao longo de praticamente toda a lagoa. Hipóteses alternativas e não mutuamente exclusivas seriam: (1) espécies com modos reprodutivos especializados tendem a se distribuir conforme as necessidades específicas ao seu modo reprodutivo; e (2) espécies estão selecionando locais onde seus cantos possam ser transmitidos com menor interferência possível causadas por efeitos ambientais, como distorção durante a propagação (mudanças na amplitude causadas por absorção atmosférica, entre outros), reflexão e dispersão do som por objetos próximos ou entre o emissor e o receptor, entre outros (FORREST, 1994).

No presente estudo, observou-se que havia um máximo de três espécies de classes de tamanho semelhante utilizando o mesmo microhabitat. KRZYSIK & MILLER (1979) encontrou forte relacionamento intra e interespecífico (particularmente a última) entre tamanho do corpo e seleção de substrato por salamandras no campo e demonstrou que o tamanho particular de um substrato é importante parâmetro de microhabitat, determinando os padrões de coexistência dentro de uma comunidade de salamandras desmognatíneas.

Talvez o número de espécies em relação ao tamanho da lagoa e sua complexidade estrutural poderia estar influenciando nos resultados encontrados na área de estudo. Segundo KRZYSIK & MILLER (1979), a estrutura de comunidades tem sido primariamente moldada por forças seletivas como competição, predação e adaptação aos seguintes aspectos ambientais: disponibilidade de alimento, estruturação característica dos habitats e fatores abióticos como tempo e estações. Se as comunidades são antigas o suficiente, as espécies que as abrangem deveriam estar bem coadaptadas. Nessas comunidades, as variadas classes de tamanho de cada espécie deveriam partilhar seus principais recursos de modo previsível, onde os recursos de competição deveriam ser mínimos e cada espécie deveria manter um regime demográfico de forma a não serem restringidas pelos ajustamentos provocados pelas inúmeras situações de competição nos diferentes macrohabitats.

O sistema de leque (“lek”) pode formar um tipo de distribuição em manchas, com grupos de machos formando arenas, onde ficam se exibindo para as fêmeas sem defender nenhum recurso que possa vir a atraí-las, a não ser seus próprios gametas (EMLEN, 1976; EMLEN & ORING, 1977).

Segundo BRADBURY (1981), a ausência de cuidado parental, a existência de uma arena para onde os indivíduos se direcionam e onde ocorre a maior parte dos amplexos, a ausência de recursos significativos necessários para as fêmeas nos sítios de exibição dos machos, a não ser eles próprios, e a oportunidade das fêmeas em escolher um parceiro quando visitam a arena, são critérios que distinguem o sistema de leque de sistema de acasalamento alternativo.

POMBAL (1997) considera que o sistema de acasalamento da maioria dos anfíbios anuros é do tipo leque. Neste estudo, foi possível identificar, dentre as espécies que se reproduziram, algumas que não se enquadram perfeitamente no sistema de leque. *Hyla faber* apresenta cuidado parental e defende o sítio de oviposição (MARTINS *et al.*, 1998). *Bufo paracnemis* pode apresentar busca ativa pelas fêmeas e deslocamento de machos, embora seja possível em baixas densidades de machos, pode haver apenas a estratégia do macho cantor e nestes casos é possível que haja escolha por parte das fêmeas (POMBAL, 1995). *Leptodactylus fuscus* pode utilizar os sítios de vocalização como possíveis sítios de oviposição. Além disso, em uma oportunidade foi observado um macho, em frete a uma desova, em postura típica de guarda de desova.

Physalaemus centralis e *P. cuvieri* foram também observados vocalizando dentro de tocas alagadas em meio à densa vegetação; se essas tocas, em forma de valetas, de alguma forma influenciam a escolha das fêmeas, também não seria leque. Para estas duas espécies, os sítios de vocalização também parecem ser usados para oviposição.

5.2.3 – Fatores Abióticos x Microhabitats Específicos

Foi possível observar alguns padrões para as correlações entre fatores abióticos e distribuição espacial das espécies sem discriminação da atividade de vocalização: 45,5% das espécies apresentaram maior abundância de indivíduos nas noites mais quentes e 27,3% foram mais abundantes nos períodos em que a lagoa esteve mais cheia (medida indireta da pluviosidade). A análise de tais resultados, sem inferência sobre atividade reprodutiva, revela somente que há tendência da densidade de indivíduos ser maior durante a estação chuvosa, onde tanto temperatura quanto profundidade média da lagoa são maiores. Interessante observar que, excetuando-se os hilídeos, conforme já discutido, apenas *L. fuscus* apresentou correlação entre temperatura do ar e da água e distância em relação ao corpo d'água mais próximo. Provavelmente essa correlação reflete a mesma situação observada para os hilídeos em relação à superfície e volume corporal e tamanho dos indivíduos desta espécie. Para os outros leptodactilídeos pequenos (*P. centralis* e *P. cuvieri*), a não observação deste tipo de correlação se explica pelo fato destas duas espécies ocuparem predominantemente áreas de charco e em menor proporção tocas alagadas.

Outras correlações merecem ser comentadas. É o caso de *H. minuta*, *H. faber* e *S. fuscomarginatus*, que apresentaram correlação positiva e significativa entre profundidade média da lagoa (medida indireta da pluviosidade) e tipo de cobertura vegetal, indicando que durante a estação chuvosa os indivíduos se encontravam mais encobertos pela vegetação.

Provavelmente a ocorrência das chuvas durante esse período é um tanto quanto desconfortável para os hilídeos pequenos. Já para *H. faber*, um hilídeo grande, a chuva possivelmente não causa desconforto muito elevado, de forma que esta correlação parece mais decorrer da grande fidelidade na utilização do microhabitat, caracterizado por densas manchas de vegetação de alto porte e por esta espécie ter sido mais abundante na estação chuvosa. *Hyla minuta* ainda apresentou correlações positivas e significativas entre tipo de cobertura e altura em relação à água ou profundidade específica, indicando que nos poleiros mais altos e em locais mais rasos, os indivíduos se encontravam mais expostos.

De fato, isso pode ser resultado da própria característica estrutural da vegetação (os poleiros mais baixos são mais encobertos do que os poleiros mais altos e manchas de vegetação densa e de alto porte eram escassas, aleatórias e mais frequentes nas margens da lagoa) e não reflexo de preferências por esse tipo de microhabitat. Por outro lado, águas mais rasas geralmente são mais quentes e a taxa de evaporação é maior do que em áreas com maior profundidade. Talvez essas águas mais rasas criem um microclima que permite a essa espécie ficar mais exposta, com menor risco de dessecação. Esta mesma correlação entre profundidade média da lagoa e tipo de cobertura foi encontrada para *S. fuscomarginatus*. *Bufo paracnemis* apresentou correlação entre profundidade média da lagoa (medida indireta da pluviosidade) e distância média do corpo d'água mais próximo ou tipo de cobertura, indicando que durante a estação chuvosa os indivíduos eram encontrados mais distantes da água e ficavam mais expostos. Na realidade, isso pode ser resultado do fato desta espécie só ter reproduzido no final da estação seca, quando passou a utilizar, fielmente, outro tipo de microhabitat (parcialmente imerso sobre vegetação flutuante) em relação aos indivíduos encontrados em outros períodos. Quanto ao tipo de cobertura, a própria morfologia corporal desta espécie (mais resistentes à dessecação) associada aos dias de chuva e à maior umidade relativa do ar durante a estação chuvosa, podem ser os responsáveis pelas correlações encontradas.

Os resultados das correlações da atividade de vocalização com fatores abióticos revelaram que 54,5% das espécies apresentaram maior atividade de vocalização nas noites mais quentes, ao passo que apenas 18,2% das espécies apresentaram correlação positiva da atividade de vocalização com a profundidade média da lagoa. Este último resultado pode ser explicado pelo padrão sazonal registrado para algumas espécies, como *H. faber*, *H. minuta* e *L. ocellatus*, que apresentaram maior atividade de vocalização quando a lagoa esteve mais cheia (estádio E1), enquanto que *B. paracnemis* e *L. fuscus*, por exemplo, iniciaram suas atividades de vocalização no final da estação seca (estádio E3), quando lagoa esteve mais vazia.

Outro padrão observado, foi que 45,5% das espécies vocalizaram mais encobertas, o que pode ser uma estratégia para reduzir a exposição a predadores potenciais, reduzir as taxas de dessecação (espécies encobertas ficam menos susceptíveis às intempéries ambientais, como ação do vento) ou pode estar apenas refletindo a seleção preferencial dos sítios de vocalização pelas diferentes espécies, como *L. ocellatus* e *H. faber*, que vocalizaram predominantemente em densas manchas de vegetação herbácea e arbustiva de alto porte, ou *P. centralis* e *P. cuvieri*, que vocalizaram preferencialmente em áreas de charco, abrigados sob tufo de vegetação rasteira.

De forma contrária, *H. rubicundula*, *S. fuscomarginatus* e *B. paracnemis* vocalizaram mais expostos. Para estas espécies, esse padrão parece refletir, na verdade, a fidelidade dos indivíduos ao sítio de vocalização. A atividade de vocalização de *H. rubicundula*, ainda, foi negativamente correlacionada com a altura em relação à água, indicando que, além das demais correlações, os machos estiveram mais ativamente presentes em sítios de vocalização a baixa altura, opondo-se aos machos de *H. faber*, que, dentre aqueles que vocalizaram empoleirados, a maior atividade de vocalização ocorreu a altura maior, o que era de se esperar, uma vez que machos de *H. faber* agregaram-se em manchas de densa vegetação herbácea e arbustiva de alto porte. A atividade de vocalização de *L. fuscus* e *B. paracnemis* foi negativamente correlacionada com a profundidade da lagoa, indicando que os machos destas espécies estiveram mais ativos quando a lagoa apresentou menor profundidade. Para *B. paracnemis* este padrão já era esperado, uma vez que esta espécie apresenta reprodução do tipo explosiva, durante a estação seca. Já para *L. fuscus*, apesar de também ter apresentado reprodução explosiva, esta ocorreu na estação chuvosa, de forma que a correlação parece dever-se, na verdade, ao fato da espécie ter iniciado sua atividade de vocalização no final da estação seca, quando a lagoa esteve mais vazia. Não foi encontrada nenhuma correlação para *S. aff. eurydice*, resultado também encontrado por ABRUNHOSA (2001) num estudo realizado numa poça temporária no sudeste do Brasil. Porém, observações de campo mostraram que a atividade de vocalização dessa espécie restringiu-se ao estádio E1 da lagoa, quando esta apresentou as maiores profundidades. O que causou, portanto, a falta de correlação, foi a falta de dados para os demais estádios da lagoa, já que nestes períodos a espécie esteve ausente. No trabalho realizado por ABRUNHOSA (2001), a atividade de vocalização da espécie *S. eurydice* esteve restrita a noites de chuvas e o que teria gerado a falta de correlação foi a falta de dados para as noites sem chuvas, quando a espécie esteve ausente.

A não correlação de qualquer parâmetro ambiental encontrada para *S. fuscovarius* pode ser explicada pela seletividade dos indivíduos desta espécie aos sítios de vocalização, que esteve restrito a microhabitats em meio à vegetação densa, que poderia fornecer condição microclimática favorável à ocorrência dos indivíduos desta espécie e, por esta razão, os resultados não mostraram nenhuma correlação significativa.

Contudo, outros fatores não mensurados neste estudo, como luminosidade, umidade relativa do ar e vento, talvez possam estar determinando o momento da atividade das espécies ou influenciando qualquer padrão na distribuição espacial, principalmente em relação àquelas espécies para as quais não foi encontrada nenhuma correlação com os parâmetros ambientais.

De forma geral, as correlações dos fatores abióticos encontradas para cada espécie indicam preferências individuais e revelam os principais fatores que determinam um ou outro padrão observado (ABRUNHOSA, 2001).

5.4- Distribuição Sazonal

Segundo WUEST (1982), variações nas condições ambientais podem alterar dramaticamente o período e a duração da estação reprodutiva. A umidade relativa do ar, pluviosidade e temperatura são importantes fatores abióticos para a atividade reprodutiva dos anfíbios anuros (BLAIR, 1961; KLUGE, 1981; AICHINGER, 1987, 1992; DONNELLY & GUYER, 1994; POMBAL *et al.*, 1994; POMBAL, 1997). Assim como os demais ectotermos, o metabolismo dos anfíbios varia com a temperatura (BULLOCK, 1955). Desta forma, este elemento climático atua de forma considerável sobre a gametogênese (NASCIMENTO, 1991).

Entretanto, segundo RABB (1973), de modo geral, precipitação parece ser o principal fator determinante dos padrões reprodutivos em anuros, influenciando até mesmo em seus ciclos gametogênicos (DUELLMAN & TRUEB, 1994). A influência das chuvas torna-se ainda mais marcante em climas sazonais, podendo ser o principal fator a influenciar a distribuição temporal das atividades reprodutivas dos anuros (HEYER, 1973). Vários autores concordam que na região tropical a temperatura é menos importante que as chuvas como condicionante da atividade reprodutiva (INGER & GREENBERG, 1956; CEI, 1980; CARDOSO, 1986). Além de determinar alterações fisiológicas, que favorecem a reprodução, a maior incidência de chuvas proporciona ambientes mais favoráveis para a postura de ovos e desenvolvimento de larvas (NASCIMENTO, 1991).

5.4.1 – Temporada de Atividade Reprodutiva

Neste estudo foram considerados alguns aspectos como indicadores do período reprodutivo das espécies de anuros da lagoa temporária no Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG). Estes aspectos incluem indícios reprodutivos diretos (atividade de vocalização, fêmeas ovuladas, casais em amplexo, desova e girinos) e indiretos (imagos, jovens e sub-adultos). SATLE & MECHAM (1974), esclarecem que o termo “estação reprodutiva” é usado indevidamente para os anuros, quando indicada como sendo a época em que ocorrem vocalizações, sem que esteja ocorrendo efetivamente a reprodução.

Entretanto, quando este período é analisado conjuntamente a outras evidências pode-se determinar, então, o período reprodutivo (NASCIMENTO, 1991).

Muitas espécies de anfíbios migram de suas áreas de abrigo para os sítios reprodutivos em épocas em que as condições ambientais se tornam propícias. O resultado disso é que nessa época as aglomerações de indivíduos apresentam diferentes classes de idade e sexo quando comparadas com aquelas fora do período reprodutivo (CRUMP, 1982). Assim, a ocorrência de fêmeas maduras, girinos e jovens recém-metamorfoseados está relacionada à composição da população na época de reprodução e, por isto, são fatores considerados como evidências dessa atividade (NASCIMENTO, 1991).

A reprodução da maioria das espécies de anuros ocorre em épocas restritas do ano, o que estabelece uma sazonalidade reprodutiva que é condicionada principalmente pelas chuvas e temperatura (CARDOSO & MARTINS, 1987). Em regiões sazonais, como é o caso do sudeste do Brasil, a maioria das espécies se reproduz no período quente e úmido do ano (AICHINGER, 1987, 1992; CARDOSO & HADDAD, 1992; HADDAD & SAZIMA, 1992; ROSSA-FERES & JIM, 1994; POMBAL, 1997). A amplitude de temperatura na qual os anuros são mais ativos varia (SILVANO, 1999). Espécies tropicais são mais ativas a temperaturas mais altas que espécies de regiões temperadas (*e.g.* BRATTSTROM, 1963, 1968; ABE & RAGUSA NETO, 1991).

Foram obtidas evidências sobre o período reprodutivo de onze espécies na área de estudo, incluindo as duas espécies constantes, as cinco acessórias e quatro acidentais. Durante o período de estudo, a atividade reprodutiva dos anuros seguiu um padrão claramente associado ao nível de precipitação (profundidade da lagoa) e temperatura, sendo possível identificar um processo de sucessão de anuros na lagoa.

Segundo WIEST (1982) e DUELLMAN & TRUEB (1986), os processos de sucessão ocorrem em virtude das diferenças de tolerância específicas com relação à temperatura e à pluviosidade.

Foi possível discriminar quatro padrões de distribuição temporal para as espécies de anuros registradas neste estudo. *Hyla minuta* e *H. faber* foram registradas vocalizando tanto na estação chuvosa quanto na estação seca. Segundo CARDOSO (1981), *H. minuta* ocorre em grande quantidade durante o ano todo em algumas regiões. Padrões semelhantes de atividade para *H. minuta* foram encontrados por POMBAL (1997), SILVANO (1999) e ABRUNHOSA (2001).

Entretanto, o padrão encontrado para *H. faber* difere daquele encontrado por POMBAL (1997) e BERTOLUCI & RODRIGUES (2002b), onde a atividade desta espécie esteve restrita à estação chuvosa. Isto mostra que a mesma espécie pode apresentar diferentes padrões temporais, ou mesmo diferentes estratégias reprodutivas, em diferentes áreas geográficas ou em diferentes momentos (mas veja MARTINS, 1988). A grande maioria das espécies apresentou atividade a partir do final do estágio E3 (estação seca) e durante o início da estação chuvosa (estádio E4 da lagoa), de forma contínua (*L. fuscus*, *P. centralis* e *P. cuvieri*) ou alternada (*B. paracnemis* e *S. fuscovarius*), ou durante toda a estação chuvosa (estádios E1 e E4), continuamente (*H. rubicundula* e *S. fuscumarginatus*) ou alternadamente (*L. ocellatus*). Das espécies que vocalizaram durante a estação chuvosa, *S. aff. eurydice* foi a única que só apresentou atividade de vocalização continuamente durante o estágio E1 da lagoa. A distribuição temporal observada para a comunidade estudada confirma a preferência dos anuros pela estação mais quente e úmida do ano, com o referido por diversos autores (AICHINGER, 1987, 1992; GASCON, 1991; CARDOSO & HADDAD, 1992; HADDAD & SAZIMA, 1992; ROSSA-FERES & JIM, 1994; POMBAL, 1997; SILVANO, 1999; ABRUNHOSA, 2001).

A presença de ovos e/ou girinos e/ou imagos e/ou jovens registrada para *H. minuta*, *H. rubicundula*, *S. fuscumarginatus*, *S. fuscovarius*, *B. paracnemis*, *L. ocellatus*, *L. fuscus*, *P. cuvieri* e *P. centralis*, não necessariamente na mesma ordem ou todos estágios de desenvolvimento presentes em todas as espécies, principalmente nos meses de janeiro e novembro e dezembro de 2002, são evidências da reprodução dessas espécies nos meses chuvosos, como relatado por outros autores (JIM, 1980; CARAMASCHI, 1981; CARDOSO, 1986; ANDRADE, 1987; HEYER *et al.*, 1990; BERTOLUCI, 1997; SILVANO, 1999).

Bufo paracnemis apresentou agregações reprodutivas durante a estação seca, no momento que a lagoa apresentou menor profundidade média, sendo considerado uma espécie de reprodução explosiva. As primeiras desovas e girinos foram registrados logo no final da estação seca (estádio E3). Apesar de alguns machos permanecerem vocalizando de forma alternada durante o estágio E4, não foi registrado nenhum outro indício de atividade reprodutiva durante este período. A atividade reprodutiva apenas no início da estação chuvosa concorda com as considerações feitas por WELLS (1977) para as espécies de reprodução explosiva. De acordo com as características comportamentais das espécies explosivas, caracterizadas por WELLS (1977), a agregação reprodutiva ocorre num período curto (poucos dias a semanas) envolvendo muitos indivíduos; a estratégia reprodutiva utilizada é a procura ativa por fêmeas, acompanhada por competição intensa entre machos.

Logo após a formação das agregações de *B. paracnemis*, iniciou-se a colonização da lagoa pelos leptodactilídeos, no início da estação chuvosa (estádio E4), pouco antes da lagoa começar a encher novamente. Pelo fato deles apresentaram modos reprodutivos especializados, como produção de ninho de espuma, que protege ovos e girinos contra possível dessecação durante os ciclos de enchimento e secagem da poça (HEYER, 1969), garantindo maior sobrevivência dos ovos e desenvolvimento dos girinos durante períodos mais secos (DUELLMAN & TRUEB, 1986), são capazes de antecipar sua temporada reprodutiva. ARZABE (1999) e ABRUNHOSA (2001), em estudos também realizados em ambientes temporários, verificaram que os leptodactilídeos foram os primeiros a colonizar a poça, iniciando sua atividade reprodutiva antes dos hilídeos. *Leptodactylus fuscus*, *P. centralis* e *P. cuvieri* foram considerados de reprodução explosiva, reproduzindo-se no início da estação chuvosa (estádio E4), de acordo com as considerações feitas por AICHINGER (1992) e DONNELLY & GUYER (1994), sobre espécies de reprodução explosiva. WELLS (1977) considera reprodução do tipo explosiva comum para poças temporárias ou ambientes efêmeros. Fêmeas ovuladas e desovas de *L. ocellatus* só foram encontradas no início da estação chuvosa, porém machos em atividade de vocalização também foram registrados no estágio E1 da lagoa. Assim, *L. ocellatus* foi o único leptodactilídeo considerado de reprodução prolongada, durante a estação chuvosa.

A grande agregação de hilídeos na lagoa, com indícios reprodutivos diretos (machos em atividade de vocalização, casais em amplexo, fêmeas ovuladas, desovas e/ou girinos) coincidiu com o período de cheia da lagoa. O hidroperíodo estável do sítio reprodutivo, determinado pelas primeiras chuvas, é fator responsável pela presença predominante de espécies que depositam seus ovos diretamente na água (ARZABE *et al.*, 1998).

Scinax fuscovarius foi o único hilídeo a apresentar reprodução explosiva, com atividade de vocalização e reprodução somente durante o início da estação chuvosa (estádio E4). Este mesmo padrão explosivo foi observado por SILVANO (1999). Por outro lado, *S. aff. eurydice* foi o único hilídeo considerado de reprodução prolongada, embora não tenham sido registrados indícios efetivos de reprodução e só apresentar atividade de vocalização durante o estágio E1 da lagoa (estação chuvosa). As demais espécies foram consideradas de reprodução prolongada, com machos em atividade de vocalização durante toda a estação chuvosa (*H. minuta* e *H. faber* também na estação seca), mas com evidências efetivas de reprodução somente durante o início da estação chuvosa (estádio E4), excetuando-se *H. faber*, para a qual só foram registrados machos em atividade de vocalização e jovens em agosto e setembro (estação seca – estágio E3).

A extensão do período reprodutivo é responsável pelos padrões temporais de reprodução, como observado em outros trabalhos (CRUMP, 1974; WELLS, 1977; AICHINGER, 1992). Se considerar-se somente as espécies que efetivamente apresentaram indícios de atividade reprodutiva, registrados durante o período de estudo, a maioria das espécies da lagoa apresentou reprodução explosiva (55,56%). Os leptodactilídeos, com exceção de *L. ocellatus*, apresentaram reprodução explosiva e foram restritos ao estágio E4 da lagoa, enquanto que a maioria dos hilídeos apresentou reprodução prolongada e estiveram presentes durante toda a estação chuvosa. Apesar de no presente trabalho ter-se generalizado o período reprodutivo da população da lagoa como a estação reprodutiva da espécie, é importante esclarecer que tais padrões são passíveis de sofrerem modificações (ABRUNHOSA, 2001). As necessidades e exigências da cada espécie para desencadear suas atividades reprodutivas são fixas e determinadas, seja pelo modo reprodutivo (e.g. *H. minuta*, *H. rubicundula* e *S. fuscomarginatus* necessitam de água para a postura de seus ovos) ou por outras características não explícitas, mas que desempenham papel semelhante para que a reprodução ocorra (e.g. *B. paracnemis* só se agrega em sítios reprodutivos com pouca profundidade, onde podem se apoiar sobre a vegetação flutuante para vocalizar e reproduzir). Entretanto, segundo ABRUNHOSA (2001) a estrutura das comunidades (incluindo-se fatores bióticos e abióticos) não é fixa. As pressões seletivas não são as mesmas quando comparamos diferentes comunidades ou, quando a mesma comunidade é comparada em diferentes épocas (CARDOSO *et al.*, 1989).

Para comunidades de anuros, a imprevisibilidade dos habitats (poça temporária, por exemplo) pode ser compensada pela flexibilidade da estação reprodutiva das espécies constituintes ou pela duração do estágio larval (DIAZ-PANIAGUA, 1986 *apud* DIAZ-PANIAGUA, 1990). Isto reflete o fato de que a estrutura das comunidades é passível de sofrer modificações e que cada ambiente possui uma história própria. Uma espécie pode se reproduzir por diversos meses dentro de uma área geográfica limitada, mas populações individuais, presentes em cada poça particular, podem ter períodos reprodutivos explosivos (WELLS, 1977).

SEMLITSCH *et al.* (1996) observaram que a dinâmica anual de uma poça temporária (hidroperíodo) varia muito de um ano para outro e é justamente no momento em que a poça enche que ocorre o pico da estação reprodutiva para muitas espécies. Durante os 12 meses de estudo (janeiro a dezembro de 2002), a lagoa apresentou um longo e equilibrado hidroperíodo. A lagoa permaneceu alagada durante todo o ano, ainda que com profundidades diferentes em locais distintos e apresentando áreas parcialmente secas e/ou áreas de charco no setor sul.

Entretanto, visitas prévias ao período de estudo (1998 e 1999) revelaram que a dinâmica anual variou muito. Durante o ano de 1998, a lagoa chegou a ficar virtualmente seca do meio para o final da estação seca. O hidroperíodo de um ambiente temporário depende da precipitação mensal e anual. Durante o mês de dezembro (estádio E4) foi verificada maior agregação reprodutiva das espécies da comunidade, principalmente em relação ao número de espécies em atividade, concordando com o que foi apresentado por SEMLITSCH *et al.* (1996).

PERRILL *et al.* (1978) ainda afirmam que as agregações reprodutivas podem variar muito na sua estrutura, como por exemplo a porcentagem de machos satélites, que não vocalizam, mas estão reprodutivamente ativos.

Embora a atividade de vocalização esteja relacionada à atividade reprodutiva, as espécies podem vocalizar sem que estejam se reproduzindo (*e.g.* WIEST, 1982; CARDOSO & HADDAD, 1992; DONNELLY & GUYER 1994; ROSSA-FERES & JIM, 1994; POMBAL 1997; SCOTT & WOODWARD, 1994 *apud* ARZABE *et al.*, 1998). O período de vocalização dos machos é maior que seu período reprodutivo (SATLE & MECHAN, 1974 *apud* AICHINGER, 1992; WELLS, 1977; WIEST, 1982). Mas mesmo as espécies que se reproduzem independentemente dos corpos d'água não vocalizam nos meses mais secos e frios do ano (HEYER *et al.*, 1990; HADDAD, 1991; ROSSA-FERES & JIM, 1994; POMBAL, 1997). Assim, as espécies de comportamento reprodutivo terrestre podem ser mais dependentes das chuvas que as espécies com reprodução aquática (SILVANO, 1999).

Talvez o fato dos estímulos físicos, endógenos e/ou ambientais responsáveis por desencadear a atividade reprodutiva nos machos e nas fêmeas serem diferentes, possa explicar porque durante os oito primeiros meses de amostragem machos de diversas espécies mantiveram-se em atividade de vocalização, constante ou alternada, sem que fosse observada a presença de fêmeas ovuladas. Mesmo tendo apresentado indícios de reprodução apenas durante o estágio E4 da lagoa, machos de *H. minuta* apresentaram atividade de vocalização durante todo o período de estudo. A turbidez da água, o excesso de matéria orgânica em decomposição, de vegetação flutuante e aquática, além do lixo despejado na lagoa, poderiam ainda ter dificultado ou impedido o encontro de desovas e girinos durante os estádios E1 e E2 da lagoa, se é que estes estiveram presentes nesse período. Além disso, as desovas de algumas espécies ficam associadas a raízes ou vegetação flutuante abaixo da superfície da água, o que, mais uma vez, dificultaria a sua observação devido às condições da água da lagoa.

Para muitas espécies que vivem em ambientes frios, ou possivelmente áridos, e têm curta atividade sazonal, as fêmeas reproduzem apenas quando conseguem estocar energia suficiente para produzir uma desova, que deve ocorrer a cada segundo ou terceiro ano (BRAGG, 1940; BLAIR, 1943; TURNER, 1960; METTER, 1964). Possíveis fêmeas ativas, durante algum momento dos estádios E1 e E2 da lagoa, também poderiam estar sendo recrutadas por coros de poças vizinhas. Segundo WELLS (1977a), no caso de poças temporárias o coro que atrai fêmeas da vizinhança é particularmente importante para o sucesso reprodutivo da espécie, uma vez que essas poças podem mudar de localização de um ano para o outro. Algumas espécies começam a vocalizar muito antes das fêmeas chegarem à poça, o que talvez seja importante na atração de outros machos para que a intensidade do som que o corpo venha a produzir possa atrair muitas fêmeas (WIEST, 1982). Na lagoa, foi observado que algumas espécies apresentaram uma grande permanência ao longo do ano, com período de atividade de vocalização não associado ao período de reprodução (*H. minuta* e *H. faber*). SILVANO (1999) e ABRUNHOSA (2001) encontraram este mesmo padrão para *H. minuta*. Apesar de abundante durante o estágio E1 da lagoa, não foi observado outro indício de atividade reprodutiva para *S. aff. eurydice*, a não ser machos vocalizando. No entanto, é mais provável que este fato reflita a dificuldade encontrada em se amostrar a atividade reprodutiva desta espécie ao longo da lagoa, do que a ausência de atividade reprodutiva propriamente dita pelos indivíduos desta espécie. Este fato pode ser estendido para *H. faber* que, com exceção dos meses de junho e julho, apresentou machos em atividade de vocalização durante 10 meses do ano, sem que fosse observado outro indício de atividade reprodutiva direta.

Physalaemus fuscomaculatus não se reproduziu na lagoa durante o período de estudo, o que provavelmente possa ser explicado pelo pequeno tamanho populacional desta espécie na lagoa. *Hyla minuta* foi a espécie que apresentou a maior permanência na lagoa; esteve vocalmente ativa durante os 12 meses de estudo. Se considerar-se que a fenologia desta espécie evoluiu em função da contribuição parcial de cada macho na produção de um coro eficiente para atração de fêmeas (uma vez que muitos machos cantam, mas ocasionalmente), pode-se aplicar a hipótese de WIEST (1982): quanto maior o número de machos, mais “intenso” o coro fica, garantindo, de certa forma, a redução do gasto energético para cada macho (já que cada um passa a contribuir menos com seu canto), propiciando maior permanência dos indivíduos na lagoa.

Em outras localidades, algumas espécies como *H. minuta*, *H. faber*, *H. rubicundula*, *S. aff. eurydice*, *S. fuscovarius*, *L. ocellatus* e *P. civieri* apresentaram períodos reprodutivos diferentes daqueles registrados na lagoa temporária do Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG) (e.g. POMBAL, 1995; BLAMIRE, 1997; BERNARDES & ANJOS, 1999; SILVANO, 1999; ABRUNHOSA, 2001; BERTOLUCI & RODRIGUES, 2002b). ETEROVICK (1998), em um estudo na Serra do Cipó em Minas Gerais, registrou período reprodutivo mais curto para algumas espécies presentes em sua área de estudo em relação a outras localidades. Segundo HEYER (1979), isto poderia ser resultado das baixas densidades populacionais encontradas na área de estudo, como observado por ETEROVICK (1998) para certas espécies em sua área de estudo, visto que em certas espécies de anuros a duração total do período reprodutivo é dada pela soma dos períodos de atividade não totalmente sobrepostos de diferentes grupos de indivíduos (TURNER, 1962). No entanto, com exceção de *L. ocellatus*, as demais espécies registradas na área do presente estudo, para as quais foram observados períodos reprodutivos diferenciados em outras localidades, foram abundantes. Assim, uma explicação mais plausível para o fenômeno observado para as espécies do presente estudo seria a sincronização das atividades reprodutivas, que poderia ser favorecida pela necessidade de completar o desenvolvimento no espaço de tempo em que os ambientes utilizados estão disponíveis (HEYER, 1973; HEYER *et al.*, 1975) ou pela redução dos riscos de predação (BEGON *et al.*, 1996).

Segundo WELLS (1977), a pressão seletiva que irá favorecer um ou outro padrão temporal de reprodução pode ser limitada pela uniformidade do clima, pela disponibilidade sazonal de sítios reprodutivos, por fatores ecológicos (e.g. competição de girinos e abundância de predadores) e demográficos (e.g. idade da primeira reprodução e frequência de reprodução das fêmeas).

A análise da atividade da comunidade revelou correlações importantes entre fatores abióticos e a densidade e o número de espécies em atividade de vocalização. Segundo ARZABE *et al.* (1998), o hidroperíodo, que também é uma medida indireta da quantidade de chuvas, pode ser considerado o principal fator que influencia e mantém a comunidade de anuros em poças temporárias, sendo também fator limitante para o desenvolvimento de suas comunidades (DIAZ-PANIAGUA, 1990).

Diversos estudos observaram que a maioria das espécies se reproduz na estação chuvosa (e.g. BOWKER & BOWKER, 1979; AICHINGER, 1987; BASSO, 1990; CARDOSO & HADDAD, 1992; DONNELLY & GUYER, 1994), sendo a chuva apontada como principal fator responsável pela atividade reprodutiva das espécies (BALINSKY, 1969; AICHINGER, 1987, 1992; DONNELLY & GUYER, 1994; DUELLMAN, 1995; STEWART, 1995). Contudo, na área do presente trabalho o principal fator correlacionado com a atividade da comunidade foi a temperatura. Em geral, o número de espécies e de indivíduos em atividade reprodutiva, independente da atividade de vocalização, esteve associado à estação chuvosa, cujas noites apresentaram temperaturas mais elevadas (estádios E1 e E4). Uma possível explicação para a ausência de correlação com a profundidade da lagoa (medida indireta da precipitação), talvez seja o fato da lagoa ter retido água em praticamente toda sua extensão, ao longo de todo o período de estudo, de forma que a água não foi fator limitante para as espécies da comunidade aqui estudada.

Segundo CRUMP (1982), a partilha temporal reduz interações entre as espécies, porém considerá-la como atributo único responsável pelo mecanismo de isolamento reprodutivo é, na maior parte dos casos, inapropriado, uma vez que as espécies congêneres apresentam sobreposição temporal e não hibridam. o que mostra a importância de outros fatores (BLAIR, 1961). Assim, apesar da sucessão observada na lagoa, a maioria das espécies congêneres apresentou sobreposição temporal e não hibridaram, o que confirma a importância secundária da partilha temporal como mecanismo de isolamento reprodutivo.

Desta forma, pode-se dizer que os padrões de distribuição espacial das espécies de anuros registradas na área deste estudo estão muito associados às características individuais de cada espécie. Já os padrões de distribuição temporal, são determinados pela precipitação e, para a comunidade aqui estudada, principalmente à temperatura.

5.4.2- Tempo de Desenvolvimento

Segundo HEYER *et al.* (1975), ambientes temporários podem ser mais vantajosos para girinos, devido a maior abundância de matéria orgânica e ausência de grandes predadores. Predadores invertebrados, no entanto, podem ser muito abundantes, fazendo desta suposta redução de pressões de predação em ambientes temporários um caráter relativo (MORIN, 1983; AZEVEDO-RAMOS, 1995).

Espécies de girinos que atingem a metamorfose em curto período de tempo podem ser consideradas como bem adaptadas a explorar esse tipo de ambiente, tanto por evitá-los no momento em que secam quanto por reduzir o tempo de coexistência com os predadores neles encontrados (HEYER, 1973; MORIN, 1983). O padrão explosivo de reprodução observado para *B. paracnemis*, cujos girinos só foram registrados durante curto período de tempo, associado ao fato de não terem sido registrados imagos, reflete o padrão esperado em um ambiente rico em predadores invertebrados, que causam maiores perdas populacionais no início do desenvolvimento dos anuros (HEYER *et al.*, 1975).

Leptodactylus ocellatus, *S. fuscovarius* e *L. fuscus* apresentaram curto período larval, o que facilita sua ocorrência em ambientes temporários (HEYER, 1973), como os encontrados na lagoa temporária do Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG). A resistência a altas temperaturas, registrada em girinos de *L. fuscus* e *S. fuscovarius* são importantes para o sucesso reprodutivo em corpos d'água efêmeros e instáveis (ABE & RAGUSA NETO, 1991). *Leptodactylus fuscus* e *S. fuscovarius* mostraram capacidade de atingir a metamorfose em ambientes bem efêmeros, representados por alagadiços formados por pequena coluna d'água, principalmente nas margens do setor sul da lagoa, durante o estágio E4 (estação chuvosa). Segundo BARRETO & MOREIRA (1996), é possível também que a escolha de ambientes sujeitos a temperaturas mais elevadas relacione-se à possibilidade de atingir taxas mais rápidas de desenvolvimento em certas espécies de anuros.

O maior tempo de desenvolvimento observado para *H. minuta* e *H. rubicundula* parece refletir a adaptação destas espécies ao uso de ambientes aquáticos de maior duração, uma vez que seus girinos foram encontrados em locais onde a lagoa esteve constantemente com maior abundância de água, apresentando profundidade bem maior que aquela observada para *L. fuscus*, *L. ocellatus* e *S. eurydice*. Além disso, o microhabitat utilizado pelos girinos de *H. minuta* e *H. rubicundula* apresentava menor concentração de potenciais predadores invertebrados aquáticos.

5.4.3- Turno de Vocalização

Todas as espécies da lagoa apresentaram atividade de vocalização noturna, algumas com início antes do crepúsculo (leptodactilídeos) e encerramento antes da metade da noite ou próximo da aurora, enquanto que a grande maioria (hilídeos e *B. paracnemis*) iniciou sua atividade de vocalização durante ou logo após o crepúsculo, se estendendo pela madrugada ou próximo da aurora (*H. minuta*, *H. rubicundula*, *H. faber* e *S. fuscovarius*). Outros trabalhos observaram o mesmo padrão de atividade entre hilídeos e leptodactilídeos (CARDOSO & MARTINS, 1987; HADDAD, 1991; CARDOSO & HADDAD, 1992; POMBAL, 1997). CARDOSO & HADDAD (1992) sugerem que esse padrão seja resultado de adaptações dos hilídeos contra a dessecação, já que os leptodactilídeos, por estarem em contato direto com o solo, estariam mais protegidos da insolação direta, podendo iniciar sua atividade ainda durante o dia.

O turno de vocalização de espécies da comunidade estudada revelou algumas correlações com fatores abióticos. Para os hilídeos, foi possível observar que os três turnos realizados nos estádios E1, E3 e E4 apresentaram correlação positiva e significativa entre temperatura e total de indivíduos em atividade de vocalização, independente da espécie. Porém, só houve correlação positiva e significativa entre temperatura e número de espécies em atividade de vocalização no turno realizado no estádio E3. Possivelmente, esse resultado reflete a maior variação de temperatura registrada nessa época (estação seca), sugerindo que a temperatura é fator limitante na atividade de vocalização de algumas espécies da comunidade da lagoa temporária do Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG). Já para os leptodactilídeos, só houve correlação positiva e significativa entre temperatura e total de indivíduos durante o turno realizado no estádio E4, sugerindo que a temperatura também é fator importante controlando a densidade de indivíduos em atividade de vocalização.

Bufo paracnemis também só apresentou correlação positiva e significativa entre temperatura e total de indivíduos durante os turnos realizados nos estádios E3 e E4, sugerindo que a temperatura é um fator importante na sua atividade, assim como sugerido para leptodactilídeos. Segundo CARDOSO & HADDAD (1992), luminosidade e temperatura podem suprimir a atividade de vocalizações, apresentando, no entanto, grande distinção em relação a um componente de importância evolutiva. Enquanto a luminosidade se apresenta em ciclos absolutamente previsíveis e regulares, a temperatura é variável e não previsível mesmo em curtos períodos de tempo (CARDOSO & HADDAD, 1992).

Desta forma, a evolução de adaptações às pressões seletivas correspondentes deve passar por mecanismos fisiológicos distintos, que são pouco conhecidos atualmente (CARDOSO & HADDAD, 1992). Algumas espécies, como *H. minuta* e *S. fuscomarginatus*, apresentaram variações nos horários de início e término da atividade de vocalização entre os diferentes turnos realizados. No turno realizado no estádio E1 da lagoa, duas espécies de hilídeos iniciaram sua atividade de vocalização no início do crepúsculo (*H. faber* e *H. rubicundula*), enquanto que *H. minuta* entrou em atividade no início da noite, sendo que os sítios de vocalização de *H. minuta* e *H. rubicundula* encontravam-se muito próximos em alguns pontos da lagoa. Já no turno realizado no estádio E3 da lagoa, alguns machos de *B. paracnemis* e *L. fuscus* iniciaram suas atividades de vocalização no início do crepúsculo, porém os sítios de vocalização destas duas espécies são diferentes daquele ocupado por *H. minuta*, além do fato da distância entre os sítios de vocalização para estas três espécies ser maior daqueles encontrados entre as espécies registradas durante a realização do primeiro turno. Já *S. fuscomarginatus* apresentou diferença no horário de término da vocalização. A maior duração do coro para esta espécie, no turno realizado no estádio E4, pode estar associado ao início da estação chuvosa, quando os indivíduos iniciaram suas atividades reprodutivas, levando os machos a permanecerem ativos por mais tempo na tentativa de maximizar seu sucesso reprodutivo. Além disto, maior densidade de indivíduos, independente da espécie, em atividade de vocalização simultânea, poderia provocar aumento na duração do coro dessas espécies, como já observado por CARDOSO & HADDAD (1992). Esses fatores de interferência acústica e condições ambientais favoráveis à reprodução poderiam estar influenciando no padrão do horário de início e término da atividade de vocalização respectivamente de *H. minuta* e *S. fuscomarginatus*. Além disso, como a maioria dos anuros se congrega em certos locais com feições convenientes para sua reprodução, o sucesso reprodutivo dos indivíduos depende de que os sons por eles emitidos se sobressaíam em um ambiente sonoro bastante diversificado.

Duas estratégias distintas foram demonstradas como forma de ocupação eficiente do ambiente sonoro: (1) emissão de sons com diferentes propriedades físicas ou em diferentes ritmos (FICKEN & FICKEN, 1974; LITTLEJOHN, 1977; DUELLMAN & PYLES, 1983); (2) vocalizar em ritmos alternados com outros indivíduos próximos, tanto coespecíficos (WELLS & GREER, 1981; SCHWARTZ & WELLS, 1983) como heteroespecíficos (SCHWARTZ & WELLS, 1984), sendo que em qualquer destas duas estratégias é fundamental o número de indivíduos e o número de espécies vocalizando simultaneamente em um determinado local.

Talvez todos esses ajustes nas interrelações entre diferentes populações possam explicar o fato de algumas espécies, como *H. minuta* e *S. fuscumarginatus*, variarem o horário de início e término de suas atividades de vocalização em momentos diferentes.

Já para *L. fuscus*, a diferença no horário de início da atividade parece estar também associado ao favorecimento das condições ambientais ideais à sua reprodução, que esteve relacionada ao início da estação chuvosa, estágio E4 da lagoa.

Leptodactylus ocellatus apresentou uma grande diferença no padrão de vocalização durante a realização dos turnos de vocalização quando comparado com sua atividade em outros dias de amostragem. As vocalizações dos machos são assumidas como uma fração representativa de toda a população presente naquela comunidade, mas esta fração provavelmente muda com o tempo (HEYER *et al.*, 1994). Segundo FELLERS (1979), WOODWARD (1985) e RYAN (1985), populações em atividade reprodutiva podem variar imensamente de uma noite para outra em uma mesma poça. Talvez este fato, associado a outros fatores ambientais e climáticos, possa explicar a enorme variação na atividade de vocalização de *L. ocellatus*.

A densidade de machos em atividade de vocalização de *L. ocellatus* e *L. fuscus* variaram ao longo do turno de vocalização. Equidade ou diferença nos horários dos índices de máxima atividade podem ocorrer devido a ajustes populacionais no horário de atividade de vocalização das espécies. Na época da realização do segundo turno, o único macho de *H. faber* ativo restringiu sua atividade a um período curtíssimo de tempo, apenas durante o início da noite.

Embora diferenciado para as diferentes espécies, todas elas, excetuando-se *L. ocellatus*, apresentaram pico de vocalização antes da primeira metade da noite. Algumas hipóteses tentam explicar este padrão observado: (1) a segunda metade da noite é usada na alimentação (HADDAD, 1991; CARDOSO & HADDAD, 1992; BEVIER, 1997); (2) as fêmeas chegam mais cedo à poça para que tenham mais tempo para desovar, sem que corram o risco de estarem desovando pela aurora, quando o risco de predação por animais visualmente orientados aumenta (POMBAL, 1997; veja HOOGMOED & CADLE, 1991 e VARGAS *et al.*, 2000 para exceção); (3) a temperatura é mais adequada à atividade de vocalização na primeira metade da noite (CARDOSO & MARTINS, 1987; CARDOSO & HADDAD, 1992; POMBAL, 1997); (4) a atividade de vocalização é concentrada na primeira metade da noite para evitar dispêndio de energia (CARDOSO & MARTINS, 1987; CARDOSO & HADDAD, 1992).

CARDOSO & HADDAD (1992), não observaram relação entre a duração do turno e a família a qual a espécie pertence, mas sim com o número de indivíduos ativos de cada espécie, o que também pôde ser verificado no presente estudo: quanto maior o número de indivíduos vocalizando, maior a duração do turno.

O índice de Equidade Relativa (E_r) associa a diversidade à riqueza de espécies e é apropriado para o reconhecimento do momento em que ocorre maior atividade de vocalização nas comunidades de anuros (CARDOSO & MARTINS, 1987). Hipóteses diversas relativas à coexistência de espécies simpátricas sugerem que deve haver um mínimo de diferenças ecológicas entre espécies que coexistam de forma estável, com recursos limitantes (CARDOSO & HADDAD, 1992). Essas diferenças podem ser com relação ao tipo, local ou tempo de utilização de recursos (FICKEN & FICKEN, 1974; TOWNSEND & HILDREW, 1979), fatores estes interrelacionados. Em relação aos anfíbios anuros, além de ajustes nas características físicas do habitat, têm-se demonstrado que as diferentes populações devem apresentar também ajustes relacionados às outras espécies que compartilham o mesmo ambiente para seu sucesso reprodutivo (BOWKER & BOWKER, 1979a; SCHWARTZ & WELLS, 1983; TOFT, 1985). Segundo CARDOSO & MARTINS (1987), variações na diversidade de espécies durante o turno de vocalização podem estar relacionadas à concentração da atividade de vocalização em horário bem definido e ao fato de que o uso do espaço sonoro por determinado indivíduo pode implicar em restrições à atividade de outro. A análise da biologia reprodutiva da comunidade dos anfíbios anuros da lagoa temporária no Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG), evidenciou táticas diversas relativas ao comportamento de vocalização que permitem a coexistência desses animais em um mesmo ambiente, incluindo especializações ou preferências para atividade em diferentes épocas do ano ou em diferentes horários de uma mesma noite. No turno realizado no estádio E1, havia grande número de espécies vocalizando, incluindo aquelas com categorias de tamanhos similares e, apesar de a maioria destas se encontrarem distribuídas aleatoriamente ao longo de toda a lagoa, a vocalização em antifonia foi um recurso muito utilizado por algumas espécies nos horários de sobreposição de atividade. Além disso, no geral, vocalizações com características físicas específicas e ocupação de segmentos e sítios de vocalização distintos parecem ser uns dos principais fatores no sucesso e isolamento reprodutivo entre essas espécies, principalmente entre aquelas de tamanhos semelhantes que compartilhavam, mesmo que parcialmente, o uso do microhabitat. Por outro lado, no estádio E3 a diversidade de espécies vocalizando era menor e, com exceção de *H. minuta*, as outras espécies ocupavam sítios de vocalização mais específicos na lagoa, formando coros em segmentos distintos.

Isto foi observado para os machos de *B. paracnemis* e *L. fuscus* que, nos horários de sobreposição de atividade, vocalizavam ininterruptamente. Porém, a primeira espécie apresentou formação de coros principalmente em pontos determinados dos segmentos C e E ao longo de toda a lagoa, mas principalmente nas bordas sul e norte, respectivamente, enquanto que a segunda espécie apresentou maior número de machos vocalizando nas margens da lagoa, caracterizadas pelo segmento A, concentrados principalmente na borda sul da lagoa. Estas espécies, mesmo sendo simpátridas, estariam, portanto, garantindo seu sucesso reprodutivo principalmente pela emissão de vocalizações com propriedades físicas diferenciadas e ocupando áreas e sítios de vocalização distintos e distantes, talvez, o suficiente para evitar a interferência acústica entre elas, uma vez que não foram observadas vocalizando em antifonia. Além disto, o próprio fato de serem espécies mais afastadas filogeneticamente, por pertencerem a famílias diferentes, poderia estar contribuindo tanto para a redução da interferência acústica quanto para o isolamento reprodutivo entre elas.

A duração do coro entre as espécies apresentou grande amplitude e ainda foi possível observar uma relação entre duração do turno e número de indivíduos ativos. Esta relação entre duração do turno e número de indivíduos ativos evidencia a importância das interações entre os indivíduos para o comportamento de vocalização (CARDOSO & HADDAD, 1992).

Informações sobre anuros neotropicais são, em geral, escassas (BLAIR, 1973), especialmente se relacionadas à diversidade de espécies e interações evolutivas (CARDOSO & HADDAD, 1992). No entanto, variações acentuadas são facilmente perceptíveis na densidade populacional de indivíduos ativos ao longo de um único turno de vocalizações, daí o grande interesse em representar essas variações no número de indivíduos ativos correlacionado-o à riqueza de espécies em vários momentos de um ciclo diário de atividades (CARDOSO & HADDAD, 1992), o que foi inicialmente proposto por CARDOSO & MARTINS (1987).

Assim, o índice de Equidade Relativa torna-se uma ferramenta importante e apropriada para se inferir, através de uma curva ajustada, o momento em que ocorre atividade máxima diária, a duração do turno e a variação na relação numérica entre indivíduos ativos e espécies representadas em diferentes momentos do turno de vocalizações.

5.4.4 – Espaçamento acústico

Na região Neotropical, as vocalizações foram estudadas inicialmente como critério taxonômico (BARRIO, 1964, 1969; BOKERMANN, 1966) e, mais recentemente, também do ponto de vista funcional (HÖDL, 1977; WELLS & BARD, 1987) e do efeito de interações sociais sobre comportamento de vocalizar (WELLS, 1988).

Segundo WILLIAMS (1966), a função da corte pelo macho pode ser de avisar sua aptidão para reprodução; da mesma forma, ocupar um sítio de corte, um grande território e intimidar outros machos, também é aviso de sua aptidão.

A vocalização de anúncio é um mecanismo primário de isolamento reprodutivo pré-zigótico em anuros (FOUQUETTE, 1960; BLAIR, 1961; DUELLMAN, 1967) e assim têm sido considerado em diversos estudos (LITTLEJOHN, 1959; FOUQUETTE, 1960; MARTOF, 1961; BLAIR, 1964; DUELLMAN, 1967; CARDOSO & VIELLIARD, 1990).

Alguns estudos com espécies simpátricas de anfíbios anuros, sincronicamente reprodutivas, têm concluído que as diferenças nas vocalizações de anúncio podem servir como importante mecanismo na prevenção de interações reprodutivas interespecíficas (BLAIR, 1956, 1958, 1964; DUELLMAN, 1967; LITTLEJOHN, 1969 e outros). Segundo HÖDL (1977), resultados de experimentos etológicos (MARTOF & THOMPSON, 1958; GERHARDT, 1974) e estudos neurológicos (*e.g.* CAPRANICA, 1976) revelaram a seletividade do sistema auditivo das espécies, confirmando a significância biológica da vocalização de anúncio como mecanismo primário de isolamento reprodutivo das espécies. Diferenças estruturais nas vocalizações de anúncio associadas à partilha dos sítios de vocalização são consideradas de importância primária no reconhecimento específico e podem, assim, representar eficiente mecanismo para prevenir hibridação. Diversos estudos têm mostrado que a partilha acústica é a que apresenta maior importância no isolamento reprodutivo (*e.g.* HÖDL, 1977; BLAMIRE *et al.*, 1997; POMBAL, 1997; BERNARDES & ANJOS, 1999).

Segundo BLAIR (1958), a evolução do canto é influenciada por dois fatores: a atração de fêmeas coespecíficas (promovendo a uniformidade do canto dentro de uma dada população) e a desvantagem em se atrair fêmeas não coespecíficas (influenciando na diferenciação do canto entre espécies). A combinação das funções da vocalização é a explicação mais aceita para a diferenciação das estruturas no canto, resultando em sinais específicos (BLAIR, 1964). Segundo GERHARDT (1982), as diferenças nos sinais acústicos é que propiciam a existência de um potencial de escolha de parceiros.

Diversas espécies de anfíbios anuros vocalizando concomitantemente em um mesmo ambiente geram interferência acústica mútua entre os sinais (LITTLEJOHN & MARTIN, 1969). Segundo LITTLEJOHN (1977), dois níveis de interferência são possíveis: (1) intraespecífica – envolve competição por acasalamentos ou recursos que aumentam a probabilidade de acasalamentos – e (2) interespecífica – que envolve os recursos da comunicação (competição por frequências, sítios de canto, etc.). LITTLEJOHN (1965), (LITTLEJOHN & MARTIN, 1966 *apud* LITTLEJOHN & MARTIN, 1969) e LITTLEJOHN (1977) sugerem mecanismos pelos quais a interferência acústica é reduzida: (a) frequências diferentes (“*frequency separation*”) – a utilização de diferentes faixas de frequências pelas diferentes espécies; (b) segregação espacial (“*spatial separation*”) – sítios de cantos espécie-específicos e compactos em diferentes partes do ambiente de reprodução; se os sítios de canto são dispersos, cada espécie ocupa sítios de canto característicos no ambiente de reprodução; (c) segregação temporal (“*temporal separation*”) – indivíduos de duas espécies sincronizam suas vocalizações para evitar a sobreposição; e (d) diferentes padrões de códigos espécie-específicos.

De forma geral, as vocalizações das espécies da lagoa apresentaram um conjunto de características peculiar a cada espécie. Assumindo uma seletividade espécie-específica na detecção do som, baseada na combinação de propriedades espectrais e temporais, cada espécie deve ser capaz de diferenciar sua vocalização específica de todos os outros sons ambientais (HÖDL, 1977). Em espécies com amplitudes de frequência dominante similares, como *H. rubicundula*, *S. aff. eurydice* e *S. fuscomarginatus* (ver Tabela 18), diferenças entre os sítios de vocalização possivelmente desempenham significativo papel como isolamento pré-zigótico nessas três espécies simpátridas. Contudo, deve-se ressaltar que as vocalizações dessas espécies diferem significativamente nas suas estruturas temporais. Em todas as demais espécies registradas na área de estudo, a separação espacial reforça fortemente a função da vocalização de anúncio como sinal primário na identificação das espécies.

Alguns parâmetros acústicos apresentaram algum nível de sobreposição, mas os resultados das análises de variância (ANOVA/MANOVA) revelaram partilha na utilização do espaço acústico pelas espécies da comunidade estudada. A análise, em especial dos parâmetros frequência dominante e duração do canto, revela que são altamente específicos. Espécies que apresentam sobreposição de parâmetros acústicos em suas vocalizações e que se reproduzem simpátrida ou sincronicamente, apresentam sítios de canto característicos (partição espacial), resultando no reconhecimento específico (CRUMP, 1982).

Todavia, quando esses mecanismos de partilha espacial não são evidentes, acontecem hibridações (veja POMBAL & HADDAD, 1992; HADDAD *et al.*, 1994). No presente estudo não foi observado qualquer acasalamento heteroespecífico entre as espécies sincrônicas, mesmo entre aquelas que apresentaram grande sobreposição de nicho, como *P. centralis* e *P. cuvieri*, corroborando a importância primária da vocalização de anúncio como mecanismo de isolamento reprodutivo.

Algumas espécies apresentaram sobreposição parcial da frequência total, que foi observada no estado E4, quando ocorreu o pico da agregação reprodutiva da comunidade. Com relação à frequência dominante, *L. ocellatus*, *P. centralis* e *P. cuvieri* apresentaram sobreposição parcial deste parâmetro. Deve-se ressaltar aqui que os parâmetros acústicos da vocalização de *L. ocellatus* foram retirados de STRAUGHAN & HEYER (1976), podendo não corresponder exatamente aos parâmetros dos machos presentes na lagoa. Segundo HÖDL (1977), para as espécies com similaridades na faixa de frequência dominante, pelo menos dois parâmetros acústicos temporais devem se diferenciar, permitindo o isolamento reprodutivo dessas espécies e sua coexistência, o que foi observado entre essas espécies. *Physalaemus centralis* apresentou duração média do canto igual a $0,48 \pm 0,04$ s, com intervalo médio entre um canto e outro igual a $0,86 \pm 1,03$ s, enquanto que *P. cuvieri* apresentou duração média do canto igual a $0,21 \pm 0,01$ s, a intervalos médios de $0,81 \pm 0,63$ s.

Segundo DUELLMAN & PYLES (1983), apesar da seleção atuar na maximização das propriedades acústicas para o reconhecimento específico, a interferência acústica dos fatores físicos do habitat e de membros da comunidade atuam de forma a minimizar a variabilidade acústica. Além da interferência acústica entre espécies de anuros que vocalizam sintopicamente, sons gerados por insetos (CARDOSO & VIELLIARD, 1990; PÁEZ *et al.*, 1993) e até mesmo ruídos da vegetação (WELLS & SCHWARTZ, 1982) causam interferências que contribuem para atenuar a propagação do som.

A vocalização em antifonia é uma estratégia comportamental utilizada por muitos machos, garantindo menor interferência acústica, pelo menos intraespecífica (SCHARTZ, 1987). PASSMORE & TELFORD (1981) sugerem que esse comportamento pode estar relacionado ao espaçamento entre machos (manutenção de territórios), já que é um meio de reduzir interferência acústica e, portanto, uma forma de maximizar as chances de atração de fêmeas (WELLS, 1977). Segundo PASSMORE (1981), vocalização em antifonia representa um grau de partição de atividade temporal.

Segundo CARDOSO & MARTINS (1987), esse mecanismo comportamental parece estar relacionado à densidade populacional, tendo sido observado somente em espécies que apresentavam muitos indivíduos em atividade de vocalização. Entretanto, no presente estudo as espécies que apresentaram maior atividade de vocalização em antifonia, *H. minuta* e *H. rubicundula*, aparentemente não apresentaram qualquer relação entre este tipo de comportamento e densidade populacional.

Segundo BLAIR (1958), espécies congêneres apresentam similaridades básicas na estrutura do canto que, juntamente com outras evidências, são indicativos de relações evolutivas. Alguns trabalhos, baseados apenas em análises de agrupamento de parâmetros acústicos, têm mostrado essas relações (e.g. MARQUEZ *et al.*, 1993), enquanto outros mostram baixa coerência com as relações de parentesco entre espécies congêneras (DE LA RIVA *et al.*, 1994; MARQUEZ *et al.*, 1995). Porém, este fato, como os próprios autores sugerem, pode estar relacionado à falta de coerência nas relações taxonômicas intragenéricas existentes.

DUELLMAN & PYLES (1983), estudando três comunidades de hilídeos neotropicais, indicaram que o padrão acústico entre as comunidades é semelhante; vocalizações alopátridas aparentadas são mais semelhantes que as vocalizações de espécies simpátridas aparentadas; espécies simpátridas aparentadas têm cantos similares quando não são sintópicas e/ou sincrônicas. As relações filogenéticas juntamente com barreiras geográficas estão determinando a organização acústica dessas espécies (ABRUNHOSA, 2001).

Através da análise de agrupamento realizada neste trabalho, foi possível verificar que as mais aparentadas entre si e de tamanhos similares (hilídeos pequenos, leptodactilídeos e espécies de *Scinax*), ficaram dispostas em grupos diferentes. Considerando que os únicos parâmetros acústicos analisados (duração média do coro e frequência dominante) são, provavelmente, os mais utilizados pelas fêmeas para o reconhecimento específico (MARQUEZ *et al.*, 1993), era esperado que ocorresse essa separação. ABRUNHOSA (2001), estudando uma comunidade de anuros em poça temporária no sudeste do Brasil, encontrou resultados similares. As espécies com maior similaridades acústicas foram *P. centralis* e *H. faber*. A primeira apresenta reprodução explosiva e a segunda prolongada, tendo sido registradas juntas apenas em alguns poucos dias do estágio E4 da lagoa. Além disso, essas espécies não apresentaram sobreposição de nicho, ocupando microhabitats bastante distintos e ainda podem ser isoladas pelo tamanho.

Recentemente, trabalhos sobre comunidades têm levado em conta a história da comunidade estudada (filogenia) (*e.g.* MARQUEZ *et al.*, 1993). Segundo POMBAL (1995), predação, filogenia e competição pelo espaço acústico são fatores que podem interferir nos tipos de vocalizações. A vocalização de anúncio deve ser conservativa porque é um sinal de reconhecimento específico, portanto um fator que deve ter importância na manutenção do isolamento reprodutivo pré-zigótico, evitando-se erros nas formações dos casais (POMBAL, 1995).

Com base na análise dos parâmetros acústicos, pode-se verificar que as espécies apresentam padrões específicos, assegurando o reconhecimento específico e o sucesso reprodutivo. Aquelas espécies que apresentaram alguma sobreposição quanto à frequência dominante, diferiram em outras características acústicas e/ou espaciais ou temporais, de forma que, no presente trabalho, assim como em outros estudos (*e.g.* ABRUNOHS, 2001), o espaço acústico também foi partilhado.

6- Conclusões

1. No período de janeiro a dezembro de 2002 ocorreram 12 espécies de anfíbios anuros na lagoa temporária do Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG), não sendo observada a ocorrência de duas espécies relacionadas em levantamentos preliminares na lagoa.
2. Foram registradas uma espécie da família Bufonidae, cinco espécies da família Leptodactylidae e seis espécies da família Hylidae.
3. Quanto à ocorrência, duas espécies foram consideradas constantes (*Hyla minuta* e *Hyla faber*), cinco acessórias (*Bufo paracnemis*, *Leptodactylus ocellatus*, *L. fuscus*, *Hyla rubicundula* e *Scinax fuscomarginatus*) e cinco acidentais (*Scinax fuscovarinus*, *Scinax* aff. *eurydice*, *Physalaemus centralis*, *Physalaemus cuvieri* e *Physalaemus fuscomaculatus*).
4. A distribuição vertical e horizontal das espécies revelou partilha espacial entre as espécies da comunidade.
5. De forma geral, não houve sobreposição de nicho entre as espécies da comunidade, que revelaram preferências por sítios de canto distintas. O maior índice de sobreposição na utilização do microhabitat foi observado entre espécies congêneras e de tamanhos similares (*Physalaemus centralis* e *Physalaemus cuvieri*).
6. O sítio de vocalização parece ter importância secundária no isolamento reprodutivo de *Physalaemus centralis* e *Physalaemus cuvieri*.
7. A distribuição sazonal das espécies da comunidade revelou um processo sucessional de atividade reprodutiva, relacionado às estações seca e chuvosa e ao tipo de reprodução explosiva ou prolongada. O modo reprodutivo também parece estar associado a esse processo de sucessão.
8. *Hyla minuta* e *Hyla faber* estiveram ativas tanto na estação seca quanto na chuvosa, sendo que *Hyla minuta* apresentou atividade de vocalização contínua durante todo o ano. *Bufo paracnemis* foi a primeira espécie a se reproduzir na estação seca, seguida de *Leptodactylus fuscus*. A seguir, já no início da estação chuvosa, *Physalaemus centralis* e *Physalaemus cuvieri* iniciaram sua atividade reprodutiva, seguidas das demais espécies quando a lagoa já apresentava maior acúmulo d'água.

9. O período de dezembro a março foi o que apresentou maior densidade de indivíduos em atividade de vocalização, sendo que em dezembro foi registrada a maior riqueza de espécies em atividade de vocalização. O número de espécies e a densidade de indivíduos, em atividade de vocalização ou não, foi significativa e positivamente correlacionado com a temperatura do ar e da água, indicando que houve maior agregação reprodutiva nas noites mais quentes, caracterizadas pela estação chuvosa, e que a temperatura desempenha papel fundamental na atividade reprodutiva da comunidade.
10. A maioria das espécies apresentou período de desenvolvimento curto, o que pode ser considerada uma adaptação a ambientes temporários de regiões de clima sazonal. A tolerância a altas temperaturas, observada para *Leptodactylus fuscus* e *Scinax fuscovarius*, pode aumentar o sucesso reprodutivo em ambientes instáveis.
11. Apesar de todas as espécies apresentarem atividade noturna (entre o ocaso e a aurora, mas não necessariamente durante todo esse intervalo), foi constatada partilha temporal do turno de vocalização, principalmente com relação aos fatores pico médio e duração média do coro. A maioria das espécies e o maior número de indivíduos estiveram em atividade de vocalização nos meses mais úmidos e quentes do ano. As correlações da atividade de vocalização e fatores abióticos durante os turnos de vocalização revelaram que temperatura parece ser fator limitante para a vocalização de algumas espécies.
12. As análises do espaçamento acústico revelaram que as espécies da comunidade apresentam partilha do espaço acústico. Todas as espécies da comunidade estudada apresentaram vocalizações distintas, pelo menos em relação a um ou mais parâmetros acústicos, sendo que as espécies mais aparentadas apresentaram maior diferenciação dos principais parâmetros acústicos no reconhecimento específico (frequência dominante e duração média do canto).
13. Para *Physalaemus centralis* e *Physalaemus cuvieri*, além de *Hyla minuta* e *Hyla rubicundula* (que apresentaram baixa taxa de sobreposição de nicho), a vocalização de anúncio parece ser o fator primário de isolamento reprodutivo. Para as demais espécies, a distribuição espacial parece também exercer uma importância primária no isolamento reprodutivo.
14. As espécies de anfíbios anuros da comunidade da lagoa temporária do Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG), estão partilhando todos os recursos associados à atividade reprodutiva: espaço, tempo e sinal acústico.

7- Referências Bibliográficas

- ABE, A. S. & RAGUSA NETO, J. Tolerance to high temperature in tadpoles of *Leptodactylus fuscus* and *Hyla fuscovaria* in temporary ponds (Amphibia. Leptodactylidae, Hylidae). **Zool. Anz.**, 226: 280-284. 1991.
- ABRUNHOSA, P. A. **Partilha de recursos associados à reprodução de uma comunidade de anfíbios anuros em uma poça temporária do sudeste do Brasil**. Dissertação de Mestrado, Museu Nacional / UFRJ, 87p. 2001.
- AICHINGER, M. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. **Oecologia**, 71:583-592. 1987.
- AICHINGER, M. Fecundity and breeding sites of anuran community in a seasonal tropical environment. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, 27 (1): 9-18. 1992.
- ALFORD, R. A. Habitat use and positional behaviour of anuran larvae in northern Florida temporary pond. **Copeia**, 1986: 408-423. 1986.
- ALFORD, R. A. & WILBUR, H. M. Priority effects in experimental pond communities: competition between *Bufo* and *Rana*. **Ecology**, 66:1097-1105. 1985.
- ALFORD, R. A. & RICHARDS, S. J. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 30: 133-165. 1999.
- ALTIG, R. & JOHNSTON, G. F. Guilds of anurans larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. **Herpetol. Monogr.**, 3: 81-109. 1989.
- ANDRADE, G. F. **Reprodução e vida larvária de anuros (Amphibia) em poça de área aberta na Serra do Japi, Estado de São Paulo**. Dissertação de Mestrado, Univ. Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo. 1987.
- ANDRADE, G. V. **A história de vida de *Physalaemus cuvieri* (Anura: Leptodactylidae) em ambiente temporário**. Tese de Doutorado, Univ. Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo. 1995.
- ANDRADE, G. V. Ecologia de anfíbios anuros: alguns aspectos sobre os estudos de comunidades de anuros. In: NASCIMENTO, L. B.; BERNARDES, A. T. & COTTA, G. A. (Eds). **Herpetologia no Brasil**, 1. Belo Horizonte, PUC Minas, Fundação Biodiversitas, Fundação Ezequiel Dias, p.11-15. 1994.
- ARZABE, C. Reproductive activity patterns of anurans in two different altitudinal sites within the Brazilian Caatinga. **Rev. Bras. Zool.**, 16 (3):851-864. 1999.

- ARZABE, C.; CARVALHO, C. X. & COSTA, M. A. G. Anuran assemblages in Crasto Forest ponds (Sergipe State, Brazil): comparative structure and calling activity patterns. **Herpetological Journal**, 8:111-113. 1998.
- AZEVEDO-RAMOS, C. **Ecologia de comunidades de girinos às margens do rio Tapajós em uma região de savana amazônica**. Tese de Doutorado. Univ. Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo. 1995.
- AXTELL, R. W. Amphibians and reptiles of the Black Gap wildlife management area Brewster County, Texas. **SWest. Nat.**, 4:88-109. 1959.
- BALINSKY, B. I. The reproductive ecology of amphibians of the Transvaal Highveld. **Zoologica Africana**, 4(1): 793. 1969.
- BARBOSA, G. V. & RODRIGUES, D. M. S. **Quadrilátero Ferrífero**. Belo Horizonte: Instituto de Geociências, Univ. Fed. Minas Gerais, 133p. 1967.
- BARINAGA, M. Where have all the frogs gone? **Science**, 247: 1033-1043. 1990
- BARRETO, L. & MOREIRA, G. Seasonal variation in age structure and spatial distribution of a savanna larval anuran assemblage in Central Brazil. **J. Herpetol.** 30:87-92. 1996.
- BARRIO, A. Especies crípticas del genero *Pleurodema* que conviven en una misma área, identificadas por el canto nupcial (Anura, Leptodactylidae). **Physis**, 24(68): 471- 489. 1964.
- BARRIO, A. Afinidades del canto nupcial de las especies cavícolas del genero *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae). **Physis**, 25: 401-410. 1965.
- BARRIO, A. Caracteres y metodos no morfológicos en sistemática zoológica, especialmente aquellos relacionados con los mecanismos aisladores. **Acta Zool. Lilloana**, 24: 221-235. 1969.
- BASSO, N. G. Estrategias adaptativas en una comunidad subtropical de anuros. **Cuadernos de Herpetologia, Serie Monografias**, p.1-70. 1990.
- BASTOS, R. P. & HADDAD, C. F. B. Vocalizações e interações acústicas de *Hyla elegans* (Anura: Hylidae) durante atividade reprodutiva. **Naturalis**. São Paulo, 20: 165-176. 1995.
- BASTOS, R. P. & POMBAL JR., J. P. New species of *Crossodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the Atlantic Rain Forest of southeastern Brazil. **Copeia**, 1995: 436-439. 1995.
- BEGON, M.; HARPER, J. L., & TOWNSEND, C. R. **Individuals, Populations and Communities**. Ecology. 3ed. Blackwell Scient. Publ., Oxford. 1068p. 1996.

- BERBERT-BORN, M. Carste de Lagoa Santa. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D. A.; QUEIROZ, E. T.; WINGE, M. & BERBERT-BORN, M. (Eds). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. (15 Fevereiro 2000) [on line]. Disponível: <http://www.unb.br/ig/sigep/sitio015/sitio015.htm> [capturado em 07 jul. 2002]. 2000.
- BERNARDES, A. T. **Contribuição à conservação da Estação Biológica Vereda Grande, Presidente Olegário, Minas Gerais, através de estudo de caso: anfíbios anuros**. Dissertação de Mestrado, Univ. Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG. 1993.
- BERNARDES, P. A. & ANJOS, L. Distribuição espacial e temporal da anurofauna no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, Brasil (Amphibia: Anura). **Comun. Mus. Ciênc. Tecnol. PUCRS. Sér. Zool. Porto Alegre**, 12:127-140. 1999.
- BERTOLUCI, J. A. **Partição de recursos associada à atividade reprodutiva em uma comunidade de anuros (Amphibia) de Mata Atlântica**. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, 118p. 1991.
- BERTOLUCI, J. A. **Fenologia e seleção de habitats em girinos da Mata Atlântica em Boracéia, São Paulo (Amphibia, Anura)**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 1997.
- BERTOLUCI, J. A. Annual patterns of breeding activity in Atlantic rainforest anurans. **J. Herpetol.**, 32: 607-611. 1998.
- BERTOLUCI, J. A. & HEYER, W. R. Boracéia update. **Froglog (Declining Amphibian Populations Task Force [DAPTF] Open University, Walton Hall, Milton Keynes, U. K.)**, 14: 2-3. 1995.
- BERTOLUCI, J. A. & CASSIMIRO, J. Padrões anuais de atividade reprodutiva de uma comunidade de anuros (Amphibia) de um fragmento de Mata Atlântica do Estado de Minas Gerais. **Resumos do XXIV Congresso Brasileiro de Zoologia**. p.415. 2002.
- BERTOLUCI, J. A. & CASSIMIRO, J. Anfíbios da Estação Biológica de Caratinga, um fragmento de Mata Atlântica do Estado de Minas Gerais. **Resumos do XXIV Congresso Brasileiro de Zoologia**. p.415. 2002b.
- BERTOLUCI, J. A. & RODRIGUES, M. T. Utilização de habitats reprodutivos e micro-habitats de vocalização em uma taxocenose de anuros (Amphibia) da Mata Atlântica do Sudeste do Brasil. **Papéis Avulsos Zool.** S. Paulo. 42 (11): 287-297. 2002a.
- BERTOLUCI, J. A. & RODRIGUES, M. T. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic Rainforest anurans at Boracéia, Southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, 23: 161-167. 2002b.

- BERRY, P. Y. The breeding patterns of seven species of Singapore Anura. **J. Anim. Ecol.**, 33: 227-243. 1964.
- BEVIER, C. R. Utilization of energy substrates during calling activity in tropical frogs. **Behav. Ecol. Sociobiol.**, 41: 343-352.
- BLAIR, A. P. Populations structure in toads. **Am. Nat.**, 77: 563-5568. 1943.
- BLAIR, W. F. Call difference as an isolation mechanism in Southwestern toads (Genus *Bufo*). **Tex. J. Sci.**, 8: 87-106. 1956.
- BLAIR, W. F. Call differences as an isolation mechanism in Florida species of hylids frogs. **Quart. J. Florida Acad. Sci.**, 21: 32-48. 1958.
- BLAIR, W. F. Calling and spawning seasons in a mixed population of anurans. **Ecology**, 42(1): 99-110. 1961.
- BLAIR, W. F. Non-morphological data in anuran classification. **Systematics Zoology**, 11:72-84. 1962.
- BLAIR, W. F. Isolating mechanism and interspecies interaction in anuran amphibians. **Quart. Rev. Biol.**, 39: 334-344. 1964.
- BLAIR, W. F. Major problems in anuran evolution. In: VIAL, J. L. (Ed.). **Evolutionary Biology of the Anurans**. Univ. Missouri Press, Columbia, p.1-8. 1973.
- BLAMIREs, D.; MOTTA, J. A., SOUZA, K. G. & BASTOS, R. P. Padrões de distribuição e análises de canto em uma comunidade de anuros no Brasil Central. In: LEITE, L. L. & SAITO, C. H. (org.), 1997. **Contribuição ao Conhecimento Ecológico do Cerrado - Trabalhos selecionados do 3º Congresso de Ecologia do Brasil** (Brasília, 6-11/10/96). Brasília, Dept. Ecologia - Universidade de Brasília. 1997.
- BLAUSTEIN, A.R. & WAKE, D.B. Declining amphibian population: a global phenomenon? **Trends Ecol. Evol.**, 5:203-204. 1990.
- BOGART, J. P. Evolution of anuran karyotypes. In: VIAL, J. L. (Ed). **Evolutionary Biology of the Anurans**, 337-349, Columbia: Univ. Missouri Press. 1973.
- BOKERMANN, W. C. Observações biológicas sobre *Physalaemus cuvieri* Fitz., 1826 (Amphibia, Salientia). **Rev. Brasil. Biol.**, 22: 391-399. 1962.
- BOKERMANN, W. C. A. Dos nuevas espécies de Hylidae de Espiritu Santo, Brasil. **Physis**: 193-202. 1966.
- BORCHELT, R. Frogs, toads, and other amphibians in distress. **National Research Council News Report**, 40(4): 2-5. 1990.

- BOWKER, R. G. & BOWKER, M. H. Abundance and distribution of anurans. **Ecology**, 42: 99-110. 1979.
- BOWKER, R. G. & BOWKER, M. H. Abundance and distribution of anurans in a Kenyan pond. **Copeia**, 1979 (2): 278-285. 1979a.
- BRADBURY, J. W. The evolution of leks. In: ALEXANDER, R. D. & TINKLE, D. W. (eds.). **Natural Selection and Social Behaviour: Recent Research and New Theory**. New York: Chiron Press. p. 138-169. 1981.
- BRADFORD, D. F.; GRABER, D. M. & TABATABAI, F. Population declines of the native frog, *Rana mucosa*, in Sequoia and Kings Canyons National Park, California. **SWest. Nat.**, 39: 323-327. 1994.
- BRAGG, A. N. Observations on the ecology and natural history of Anura, I. Habitats, habitat and breeding of *Bufo cognatus* Say. **Am. Nat.**, 74: 424-438. 1940.
- BRATTSTROM, B. H. A preliminary review of the thermal requirements of amphibians. **Ecology**, 44: 238-255. 1963.
- BRATTSTROM, B. H. Thermal acclimation in anuran amphibian as a function of latitude and altitude. **Comp. Biochem. Physiol.**, 24: 93-111. 1968.
- BRIGGS, J. L. Sr. Breeding biology of the Cascade frog, *Rana cascadae*, with comparisons to *R. aurora* and *R. pretiosa*. **Copeia**, (1987): 241-245. 1987.
- BROWN, W. C. & ALCALA, A. C. Populations of amphibians and reptiles in the submontane and montane forests of Cuernos de Negros, Philippine Islands. **Ecology**, 42: 628-636. 1961.
- BULLOCK, T. H. Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. **Rev. Biol.**, 30: 311-342. 1955.
- CADLE, J. E. & GREENE, M. H. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of neotropical snake assemblages. Pp.281-93. In: RICKLEFS, R.E., & SCHLUTTER, D. (Eds.). **Historical and Geographical Determinants of Community Diversity**. University of Chicago Press, Chicago. 1994.
- CALDWELL, J. P. Demography and life history of two species of chorus frogs (Anura: Hylidae) in South Carolina. **Copeia** (1987): 114-127. 1987.
- CAPRANICA, R. R. The auditory system. In: LOFTS, B. (Eds.). **Physiology of the Amphibia**. Acad. Press, New York-London, p.443-466. 1976.

- CARAMASCHI, U. **Variação estacional, distribuição espacial e alimentação de populações de hilídeos na represa do Rio Pardo (Botucatu, SP) (Amphibia, Anura, Hylidae).** Dissertação de Mestrado. Univ. Estadual de Campinas. Campinas, SP, 139p. 1981.
- CARAMASCHI, U. & NAPOLI, M. F. A posição taxonômica de *Hyla biobeba* Bokermann & Sazima, 1974 (ANURA: HYLIDAE). **Resumos do XXIV Congresso Brasileiro de Zoologia.** p.414. 2002.
- CARDOSO, A. J. Biologia e sobrevivência de *Physalaemus cuvieri* Fitz., 1926 (Amphibia, Anura), na natureza. **Cienc. Cult.**, 33:1224-1228. 1980.
- CARDOSO, A. J. **Organização espacial e temporal na reprodução e vida larvária em uma comunidade de hilídeos no sudeste do Brasil (Amphibia, Anura).** Dissertação de Mestrado. Univ. Estadual de Campinas, Campinas, SP. 106p. 1981.
- CARDOSO, A. J. Interações sociais em anfíbios anuros. **Cienc. Cult.**, v.36, n.1, p.36-42. 1982.
- CARDOSO, A. J. **Utilização de recursos para reprodução em comunidades de anuros no sudeste do Brasil.** Teses de Doutorado. Univ. Estadual de Campinas, Campinas, SP, 216p. 1986.
- CARDOSO, A. J. & HADDAD, C. F. B. Variabilidade acústica em diferentes populações e interações agressivas de *Hyla minuta* (Amphibia, Anura). **Cienc. Cult.**, 36 (8): 1393-1399. 1984.
- CARDOSO, A. J. & VIELLIARD, J. Caracterização bio-acústica da população topotípica de *Hyla rubicundula* (Amphibia, Anura). **Rev. Brasil. Zool.**, São Paulo, 2 (7): 423-426. 1985.
- CARDOSO, A. J. & MARTINS, J. E. Diversidade de anuros durante o turno de vocalizações, em comunidade neotropical. **Papéis Avulsos Zool.**, S. Paulo, 36 (23): 279-285. 1987.
- CARDOSO, A. J. & VIELLIARD, J. Vocalizações de anfíbios anuros de um ambiente aberto em Cruzeiro do Sul, Estado do Acre. **Rev. Brasil. Biol.**, Rio de Janeiro, 50 (1): 229-242. 1990.
- CARDOSO, A. J. & HADDAD, C. F. B. Diversidade e turno de vocalização de anuros em comunidades neotropicais. **Acta zool. Lilloana**, 41: 93-105. 1992.
- CARDOSO, A. J. & ARZABE, C. Corte e desenvolvimento larvário de *Pleurodema diplolistris* (Anura: Leptodactylidae). **Rev. Brasil. Biol.**, Rio de Janeiro 53: 561-570. 1993.
- CARDOSO, A. J.; ANDRADE, G. V. & HADDAD, C. F. B. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. **Rev. Brasil. Biol.**, Rio de Janeiro, 49 (1): 241-249. 1989.

- CARVALHO, R. R.; GALDINO, C. A. B.; TEIXEIRA, J. N. & NASCIMENTO, L. B. Registros de ocorrência de espécies herpetofaunísticas em uma área de mata urbana (Belo Horizonte, MG). **Resumos do XXIII Congresso Brasileiro de Zoologia**. p.455. 2000.
- CEI, J. M. Amphibians of Argentina. **Monit. Zool. Italiano (N. S.) Monog.**, 2: xii + 1-609p. 1980.
- CHRISTIAN, K. A.; NUNEZ, F.; CLOS, L. & DIAZ, L. Thermal relations of some tropical frogs along an altitudinal gradient. **Biotropica**, 20 (3): 236-239. 1988.
- CLARK, R. F. An ecological study of reptiles and amphibians in Osage County, Kansas. **Emporia State Research Studies**. 7: 1-52. 1959.
- CLEMENTS, F. E. **Plant Succession: Analysis of the Development of Vegetation**. Carnegie Institute of Washington Publications. No. 242, Washington. DC. 1916.
- COCHRAN, D. M. **Living Amphibians of the World**. Double-day & Company Inc., New York, 199p. 1967.
- COCROFT, R. B. & RYAN, M. J. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. **Anim. Behav.**, London, 49 (2): 283-303. 1995.
- COLWELL, R. K. & FUTUYMA, D. J. On the measurement of niche breadth and overlap. **Ecology**, 52: 567-576. 1971.
- COLWELL, R. K. & FUENTES, E. R. Experimental studies of the niche. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 6:281-310. 1975.
- CONNELL, J. H. some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. p. 460-490. In: CODY, M. L. & DIAMOND, J. M. (eds.) **Ecology and Evolution of Communities**. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, 545p. 1975.
- EXPEDIA.COM. **Featuring Map Point Technology**. [on line]. Disponível: <http://www.expedia.com/pub/agent.dll> [capturado em 25 jan. 2003].
- CREUSERE, F. M. & WHITTFORD, W. G. Ecological relationships in a desert anuran community. **Herpetologica**, 32 (1): 7-18. 1976.
- CRUMP, M. L. Quantitative analysis of the tropical herpetofauna. **Occasional Papers of the Museum of Natural History**, 3:1-62. 1971.
- CRUMP, M. L. Reproductive strategies in a tropical anuran community. **Miscellaneous Publications Museum Natural History University of Kansas**, 61: 1-68. 1974.

- CRUMP, M. L. Amphibian reproductive ecology on the community level. Pp. 21-36. In: SCOTT JR., N.J. (Ed.). **Herpetological Communities**. Wildlife research Report 13:21-36. 1982.
- CRUMP, M. L.; HENSLEY, F. R. & CLARK, K. L. Apparent decline of the Golden Toad: underground or extinct? **Copeia**, 2: 413-420. 1992.
- DAJOZ, R. **Ecologia Geral**. Editora Vozes Ltda e Ed. da Univ. de São Paulo, 1º ed. 474p. 1972.
- DAJOZ, R. **Ecologia Geral**. Editora Vozes Ltda e Ed. da Univ. de São Paulo, 3º ed. 474p. 1978.
- DAYAN, T. & SIMBERLOFF, D. Morphological relationships among coexisting heteromyds: an incisive dental character. **Am. Nat.**, 143: 462-477. 1994.
- DIAMOND, J. & CASE, T. J. **Community Ecology**. New York: Harper and Row. 1986.
- DE LA RIVA, I.; MARQUEZ, R. & BOSCH, J. Advertisement calls of Bolivian species of *Scinax* (Amphibia, Anura, Hylidae). **Bijdragen tot de Dierkunde**, Amsterdam, 64 (2): 75-85. 1994.
- DIAMOND, J. M. Ecological consequences of island colonization by southwest Pacific birds. I. Types of niche shifts. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 67: 529-536. 1970.
- DIAZ, N. F. & VALENCIA, J. Microhabitat utilization by two leptodactylid frogs in the Andes of Central Chile. **Oecologia**, 66 (3): 353-357. 1985.
- DIAZ-PANIAGUA, C. Tadpole distribution in relation to vegetal heterogeneity in temporary ponds. **J. Herpetol.**, 1:167-169. 1987.
- DIAZ-PANIAGUA, C. Temporary ponds as breeding sites of amphibians at a locality in southwestern Spain. **Herpetological J.**, 1: 447-453. 1990.
- DIXON, J. R. & HIEYER, W. R. anuran succession in a temporary pond in Colima, México. **Bull. Southern California Acad. Sci.**, 67 (3): 129-137. 1968.
- DODD, JR., C. K. Cost of living in an unpredictable environment: the ecology of striped newts *Notophthalmus perstriatus* during a prolonged drough. **Copeia**, 3: 605-614. 1993.
- DONNELLY, M. A. & GUYER, C. Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of neotropical hylids frogs. **Oecologia**, 98:291-302. 1994.
- DROST, C. M. & FELLERS, G. M. Collapse of a regional frog fauna in the Yosemite area of the California. **Conserv. Biol.**, 10: 414-425. 1996.

- DUELLMAN, W. E. Courtship isolating mechanisms in Costa Rica hylids frogs. **Herpetologica**, 23(3):169-183. 1967.
- DUELLMAN, W. E. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. **Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas**, 65: 1- 352. 1978.
- DUELLMAN, W.E. The South American herpetofauna: a panoramic view. In: DUELLMAN, W. E. (Ed.) **The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal**. Monog. Mus. Hist. Kansas, 7: 1-28. 1979.
- DUELLMAN, W. E. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. **Ann. Missouri Bot. Gard.**, 75: 79-104. 1988.
- DUELLMAN, W. E. Tropical herpetofaunal communities: patterns of community structure in neotropical rainforest. In: HARMELIN-VIVIEN, M.L. & BOURLIÉRE, F. (ed.), 1989. **Ecological Studies: Vertebrates in Complex Tropical System**. New York: vol.69, Springer-Verlag. 1989..
- DUELLMAN, W. E. Alternative life-history styles in anurans amphibians: evolutionary and ecological implications. In: BRUTON, M. N. (Ed.). **Alternative Life-history Styles of Animals**. Kluwer Acad. Publ., 101-26. 1989a.
- DUELLMAN, W. E & TRUEB, L. **Biology of Amphibians**. Johns Hopkins. Baltimore and London. Second edition. 1994.
- DUELLMAN, W. E. Temporal fluctuations in abundances of anuran amphibians in a seasonal Amazonian rainforest. **J. Herpetol.**, 29: 13-21. 1995.
- DUELLMAN, W. E. & PYLES, R. A. Acoustic resource partitioning in anuran communities. **Copeia**, 639-649. 1983.
- DUELLMAN, W. E & TRUEB, L. **Biology of Amphibians**. McGraw-Hill, New York, 670p. 1986.
- EMLEN, S. T. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. **Behav. Ecol. Sociobiol.**, 1: 282-313. 1976.
- EMLEN, S. T. & ORING, L. W. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating system. **Science**, 197(4300): 215-223. 1977.
- ETEROVICK, P. C. **Estruturação espacial e temporal de uma comunidade de anuros (Amphibia) na Serra do Cipó**. Dissertação de Mestrado, Univ. Estadual de Campinas, SP, 90p. 1998.

- ETEROVICK, P. C.; BARROS, I. S. & FERNANDES, G. W. Distribuição e riqueza de anuros em riachos da Serra do Cipó – biogeografia de ilhas e efeito de predadores. **Resumos do XXIII Congresso Brasileiro de Zoologia**. p.448. 2000.
- ETGES, W. J. Call site choice in males anurans. **Copeia**, 4:910-923. 1987.
- FEIO, R. N. Aspectos bioecológicos dos anfíbios registrados no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais (Amphibia, Anura). Dissertação de Mestrado, Museu Nacional, Univ. Federal do Rio de Janeiro, 114p. 1990.
- FEIO, R. N. & NASCIMENTO, L. B. Diversidade e distribuição geográfica de anfíbios em Minas Gerais. **Resumos do XXIII Congresso Brasileiro de Zoologia**. p.425. 2000.
- FEIO, R. N. & CARAMASCHI, U. Contribuição ao conhecimento da herpetofauna do nordeste do estado de Minas Gerais, Brasil. **Phyllomedusa**, 1(2): 105-111. 2002.
- FELLERS, G. M. Mate selection in the gray treefrog *Hyla versicolor*. **Copeia**, 1979: 286-290. 1979.
- FICKEN, R. W. & FICKEN, M. S. Temporal pattern shifts to avoid acoustic interferences in singing birds. **Science**, 183: 762-763. 1974.
- FORREST, T. G. From sender to receiver: propagation and environmental effects of acoustic signals. **Amer. Zool.**, 43: 644-654. 1994.
- FOUQUETTE, M. J., JR. Isolating mechanisms in three sympatric treefrogs in the Canal Zone. **Evolution**, 14:484-497. 1960.
- FUTUYMA, D. J. & SLATKIN, M. **Coevolution**. Sunderland, Sinauer Associate. 1983.
- GALATTI, U. Population biology of the frog *Leptodactylus pentadactylus* in a Central Amazonian rainforest. **J. Herpetol.**, 26:23-31. 1992.
- GARCIA-RUTLEDGE, E. J. & NARINS, P. M. Shared acoustic resources in an Old World frog community. **Herpetologica**, Lawrence, 57 (1): 104-116. 2001.
- GASCON, C. Population and community level analyses of species occurrences of Central Amazonian rainforest tadpoles. **Ecology**, 72: 1731-1746. 1991.
- GERHARDT, H. C. Behavioral isolation of the tree frogs. *Hyla cinerea* and *Hyla andersonii*. **Amer. Midl. Nat.**, 91: 424-433. 1974.
- GERHARDT, H. C. Sound pattern recognition in some North American treefrogs (Anura: Hylidae): implications for mate choice. **Am. Zool.**, 22: 581-595. 1982.
- GIARETTA, A. A. Utilização de recursos e potencial reprodutivo dos leptodactídeos (Amphibia - Anura) de uma floresta semidecídua de altitude no sudeste do Brasil. Dissertação de Mestrado. Univ. Estadual de Campinas, Campinas, SP. 1994.

- GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Torrey Botanical Club Bulletin**, 53: 7-26. 1926.
- GORZULA, S. Foam nesting in leptodactylids: a possible function. **Br. J. Herpetol.**, 5: 657-659. 1977
- GRANT, P. R. Interspecific competition among rodents. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 3:79-106. 1972.
- GRINNELL, J. Field test of theories concerning distributional control. **Am. Nat.**, 51: 115-128. 1917.
- GRINNELL, J. Presence and absence of animals. **Univ. Calif. Chron.**, 30: 429-450. 1928.
- GRUBB, J. C. Differential predation by *Gambusia affinis* on the eggs of seven species of anuran amphibians. **Midland Naturalist**. 88: 102-108. 1972.
- HADDAD, C. F. B. **Comportamento reprodutivo e comunicação sonora de *Hyla minuta* Peters, 1872 (Amphibia, Anura, hylidae)**. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, SP, 135p. 1987.
- HADDAD, C. F. B. Territorialidade em anfíbios anuros. **Anais do VII Encontro Anual de Etologia**. 123-133. 1989.
- HADDAD, C. F. B. **Ecologia reprodutiva de uma comunidade de anfíbios anuros na Serra do Japi, sudeste do Brasil**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, SP, 1991.
- HADDAD, C. F. B. Satellite behaviour in the neotropical treefrog *Hyla minuta*. **J. Herpetol.**, 25(2): 226-229. 1991a.
- HADDAD, C. F. B. & SAZIMA, I. Anfíbios da Serra do Japi. Pp188-211 In: MORELLATO, L. P. C. (Ed.). **História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma Área Florestal no Sudeste do Brasil**. Editora da Unicamp/FAPESP, São Paulo, Brasil. 1992.
- HADDAD, C. F. B. & POMBAL JR., J. P. Redescription of *Physalaemus spiniger* (Anura: Leptodactylidae) and description of two reproductive modes of anurans. **J. Herpetol.**, Lawrence, 32 (4): 557-565. 1998.
- HADDAD, C. F. B.; ANDRADE, G. V. & CARDOSO, A. J. Anfíbios anuros no Parque Nacional da Serra da Canastra, Estado de Minas Gerais. Brasil. **Brasil Florestal**, 64: 9-20. 1988.
- HADDAD, C. F. B.; CARDOSO, A. J. & CASTANHO, L. M. Hibridação natural entre *Bufo ictericus* e *Bufo crucifer* (Amphibia: Anura). **Rev. Brasil. Biol.**, Rio de Janeiro, 50: 739-744. 1990.

- HADDAD, C. F. B.; POMBAL JR., J. P. & BATISTIC, R. F. Natural hybridization between diploid and tetraploid species of leaf-frogs, genus *Phyllomedusa* (Amphibia). **J. Herpetol.**, 28: 425-430. 1994.
- HAIRSTON, N. G. Species packing in the salamander genus *Desmognathus*: what are interspecific interactions involved? **Am. Nat.** 115:354-366. 1980.
- HERO, J. M. An illustrated key to tadpoles occurring in the Central Amazon rainforest, Manaus, Amazonas, Brazil. **Amazoniana**, 11: 201-262. 1990.
- HEYER, W. R. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). **Evolution**, 23: 421-428. 1969.
- HEYER, W. R. Ecological interactions of frogs larvae at a seasonal tropical location in Thailand. **J. Herpetol.** 7:337-361. 1973.
- HEYER, W. R. Studies in larval amphibians habitat partitioning. **Smithson. Contrib. Zool.** 242:1-27. 1976.
- HEYER, W. R. Annual variation in larval amphibians populations within a temperate pond. **J. Wash. Acad. Sci.** 69:65-74. 1979.
- HEYER, W. R. & BELLIN, M. S. Ecological notes on five sympatric *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae) from Ecuador. **Herpetologica**, 29 (1): 66-72. 1973.
- HEYER, W. R. Niche measurement of frogs larvae from a seasonal tropical location in Thailand. **Ecology**, 55:651-656. 1974.
- HEYER, W. R.; McDIARMID, R. W. & WEIGMANN, D. L. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. **Biotropica**, 7: 100-111. 1975.
- HEYER, W. R.; RAND, A. S.; CRUZ, C. A. G. & PEIXOTO, O. L. Decimations, extinctions and colonizations of frog populations in Southeastern Brazil and their evolutionary implications. **Biotropica**, 20: 230-235. 1988.
- HEYER, W. R.; RAND, A. S.; CRUZ, C. A. G.; PEIXOTO, O. L. & NELSON, C. E. Frogs of Boracéia. **Arq. Zool. São Paulo**, 31: 231-410. 1990.
- HEYER, W. R.; DONNELLY, M. A.; McDIARMID, R. W.; HAYEK, L. A. C.; FOSTER, M. S. **Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians.** Smithsonian Institution Press. Washington and London. 1994.
- HÖDL, W. Call differences and calling site segregation in anuran species from Central Amazonian floating meadows. **Oecologia**, 28: 351-363. 1977.

- HÖDL, W. Reproductive diversity in amazonian lowlands frogs. In: HANKE, W (Ed.). **Biology and Physiology of Amphibians**. Fritsch. Zool. v.38. Stuttgart-New York: Gustav Fischer Verlag, 41-60. 1990.
- HOOGMOED, M. S. & GORZULA, S. J. Checklist of the savanna inhabiting frogs of the El Manteco region with notes on their ecology and the description of a new specie of tree frog (Hylidae, Anura). **Zool. Mededel.**, 54: 183-216. 1979.
- HOOGMOED, M. S. & CADLE, J. E. Natural history and distribution of *Agalychnis craspedopus* (Funkhouser, 1957) (Amphibia: Anura: Hylidae). **Zool. Mededel.**, 65: 129-142. 1991.
- HOWARD, R. D. The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. **Ecology**, 59: 789-798. 1978
- HUEY, R. B. & PIANKA, E. R. Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (Scincidae: *Mabuya*). **Ecology**, 58: 199-128. 1977.
- HUTCHINSON, G. E. **A Treatise on Limnology: Geography, Physics and Chemistry**. John Wiley & Sons, v.1, New York, p.1015. 1957.
- HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.**, 22: 415-427. 1957a.
- INGER, R. F. Amphibia of Park National de la Garamba. **Explor. Park natn. Garamba Miss. H. de Saeger**, fasc. 52. 1968a.
- INGER, R. F. Organization of communities of frogs along small rain forest streams in Sarawak. **J. Anim. Ecol.**, 38: 123-148. 1969.
- INGER, R. F. & BACON, J. P., JR. Annual reproduction and clutch size in rain forest frogs from Sarawak. **Copeia**, 1968:602-606. 1968.
- INGER, R. F. & COLWELL, R. K. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. **Ecol. Monogr.**, 47:229-253. 1977.
- INGER, R. F.; VORIS, H. K. & FROGNER K. J. Organization of a community of tadpoles in rain forest streams in Borneo. **J. Trop. Ecol.**, 2: 193-205. 1986.
- IZECKSOHN, E. O status sistemático de *Phryniscus proboscideus* Boulenger (Amphibia, Anura, Bufonidae). **Rev. Bras. Biol.**, 36: 341-345. 1976.
- JENSSEN, T. A. Shift in the structural habitat of *Anolis opalinus* due to congeneric competition. **Ecology**, 54: 863-869. 1973.
- JIM, J. **Contribuição ao estudo de uma *Hyla* da região de Botucatu (Amphibia, Anura)**. Dissertação de Mestrado, Univ. de São Paulo, 50p. 1970.

- JIM, J. Aspectos ecológicos dos anfíbios registrados na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura). Tese de Doutorado, Univ. de São Paulo, 332p. 1980.
- JUNCÁ, F. A. Declínio mundial das populações de anfíbios. *Sitientibus Série Ciên. Biol.*, 1 (1): 84-87. 2001.
- KELT, D. A. Assembly of local communities: consequences of an optimal body size for the organization of competitively structured communities. *Biol. J. Linn. Soc.*, 62: 15-37. 1997.
- KLUGE, A. G. The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 160:1-170. 1981.
- KRZYSIK, A. J. & MILLER, E. B. Substrate selection by three species of Desmognathine salamanders from Southwestern Pennsylvania: an experimental approach. *Annals of Carnegie Museum*, 48(7): 111-117. 1979.
- LEE, J. C. Geographic variation in size and shape of neotropical frogs: a precipitation gradient analysis. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 163:1-20. 1993.
- LEVIN, S. A. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73: 1943-1967. 1992.
- LEVINE, D. M., BERENSON, M. L. & STEPHAN, D. *Estatística: Teoria e Aplicações*. LTC – Livros Técnicos e Científicos Editora S.A., p.811. 2000.
- LEVINS, R. Evolution in changing environments. *Monogr. Pop. Biol.*, Princeton Univ. Press, 120p. 1968.
- LITTLEJOHN, M. J. Call differentiation in a complex of seven species of *Crinia* (Anura, Leptodactylidae). *Evolution*, 13: 452-468. 1959.
- LITTLEJOHN, M. J. Premating isolation in the *Hyla ewingi* complex (Anura: Hylidae). *Evolution*, 13: 452-468. 1965.
- LITTLEJOHN, M. J. The systematic significance of isolating mechanisms. In: Systematics biology. Publ., 1692, *Nat. Acad. Sci.*, Washington D. C, p.459-493. 1969.
- LITTLEJOHN, M. J. Long-range acoustic communication in anurans: an integrated and evolutionary approach. In: TAYLOR, D. H., GUTTMAN, S. I. (Eds.). *The Reproductive Biology of Amphibians*. New York: Plenum Press., p.263-94. 1977.
- LITTLEJOHN, M. J. & MARTIN, A. A. Problems of sound communication in mixed species choruses of anurans. *Bull. Ecol. Soc. Am.*, v. 47. p. 150, 1966 (abstract). Apud: LITTLEJOHN, M. J. & MARTIN, A. A. Acoustic interaction between two species of leptodactylid frogs. *Anim. Behav.*, 17: 785-791. 1969.

- LITTLEJOHN, M. J. & MARTIN, A. A. Acoustic interaction between two species of leptodactylid frogs. **Anim. Behav.**, 17: 785-791. 1969.
- LUTZ, A. Batraciens du Brésil. **Compt. Rendus Soc. Biol.**, Paris, 93 (22): 137-139. 1925.
- LUTZ, B. **Brasiliass species of *Hyla***. Austin, University of Texas Press, 260p. 1973.
- MacARTHUR, R. H. Species packing and competitive equilibria for many species. **Theoretical Population Biology**, 1: 1-11. 1970.
- MacARTHUR, R. H. Patterns in terrestrial bird communities. Pages 189-221. In: FARNER, D. S. & KING, J.R. (Eds.) **Avian Biology**. Vol 1. Academic Press, New York. 1971.
- MacARTHUR, R.H. **Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species**. New York: Harper & Row, 269p. 1972.
- MacARTHUR, R. H. & PIANKA, E. R. On optimal use of a patchy environment. **Am. Nat.**, 100: 603-609. 1966.
- MacARTHUR, R. H. & LEVINS, R. The limiting similarity convergence, and divergence of coexisting species. **Am. Nat.**, 101: 377-385. 1967.
- McCLANAHAN, L. L.; RUIBAL, R. & SHOEMAKER, V. H. Frogs and toads in deserts. **Scientific American**, 64-70. 1994.
- MAGNUSSON, W. E. & HERO, J. M. Predation and the evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. **Oecologia**. v.86, 310-318. 1991.
- MAJORANA, V. C. Predation, submergent behavior, and tropical diversity. **Evol. Theory**. 1:157-177. 1976.
- MARQUEZ, R.; DE LA RIVA, I. & BOSCH, J. Advertisement calls of Bolivian species of *Hyla* (Amphibia, Anura, Hylidae). **Biotropica**, Lawrence, 25 (4): 426-443. 1993.
- MARQUEZ, R.; DE LA RIVA, I. & BOSCH, J. Advertisement calls of Bolivian Leptodactylidae (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Jour. Zool.**, London, 237: 313-336. 1995.
- MARTIN, A. A. Australian anuran life histories: some evolutionary and ecological aspects. In: WEATHERLEY, A. H. (Ed.). **Australian Inland Waters and their Fauna: Eleven Studies**. Canberra: Australian National University Press, 175-191. 1967.
- MARTINS, M. Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia: Anura). **Rev. Brasil. Biol.**, 48(4): 969-977. 1988.
- MARTINS, M.; POMBAL JR, J. P. & HADDAD, C. F. B. Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog, *Hyla faber*. **Amphibia-Reptilia**, 19: 65-73. 1998.

- MARTOF, B. S. Vocalization as an isolating mechanism in frogs. *Am. Midl. Nat.*, 65(1): 118-126. 1961.
- MARTOF, B. S. & THOMPSON, E. F. Reproduction behaviour of the chorus frog *Pseudacris nigrita*. *Behaviour*, 13: 243-258. 1958.
- MAY, R. M. Stability and complexity in model ecosystems. *Monogr. Pop. Biol.*, Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, USA. 1973.
- MESERVE, P. L. Three-dimensional home ranges of cricetid rodents. *Jour. Mammal.*, 58: 549-558. 1977.
- METTER, D. E. A morphological and ecological comparison of two populations of the tailed frog, *Ascaphus truei* Stejneger. *Copeia*, 1964: 181-195. 1964.
- MILSTEAD, W. W.; MECHAN, J. S. & McCLINTOCK, H. The amphibians and reptiles of the Stockton Plateau in northern Terrell County, Texas. *Texas J. Sci.*, 2: 543-562. 1950.
- MORIN, P. J. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. *Ecol. Monogr.* 53: 119-138. 1983.
- MURRAY, D. L. The effects of food and density on growth and metamorphosis in larval wood frogs (*Rana sylvatica*) from Central Labrador. *Can. J. Zool.*, 68: 1221-1226. 1990.
- NASCIMENTO, L. B. **Bioecologia dos anfíbios anuros do Parque das Mangabeiras (Belo Horizonte, Minas Gerais)**. Dissertação de Mestrado, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 204p. 1991.
- NASCIMENTO, L. B., MIRANDA, A. C. L. & BALSTAEDT, T. A. M. Distribuição estacional e ocupação ambiental dos anfíbios anuros da Área de Proteção da Captação da Mutuca (Nova Lima, MG). *Rev. Bios*, 2 (2): 5-12. 1994.
- NEWMAN, R. A. developmental plasticity of *Scaphiopus couchii* tadpoles in an unpredictable environment. *Ecology*, 70: 1775-1787. 1989.
- ODUM, E. P. **Ecologia**. Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, RJ. p.434. 1988.
- OLDHAM, R. S. & GERHARDT, H. C. Behavioral isolating mechanisms of the treefrogs *Hyla cinerea* and *H. gratiosa*. *Copeia*, 2:223-231. 1975.
- OWEN, J. G. Patterns of herpetofauna species richness: relation to temperature, precipitation, and variance in elevation. *Journal of Biogeography* (1989), 16:141-150. 1989.
- PÁEZ, V. P.; BOCK, B. C. & RAND, A. S. Inhibition of evoked calling of *Dendrobates pumilio* due to acoustic interference from cicada calling. *Biotropica*, 25(2): 242-245. 1993.

- PAPP, M. G. **Reprodução de anuros (Amphibia) em duas lagoas de altitude na Serra da Mantiqueira**. Dissertação de Mestrado, Ins. Biol., Univ. Estadual de Campinas, Campinas, SP, 62p. 1997.
- PATRUS, M. L. R. A. **Hidrologia e qualidade de águas de superfície do município de Sete Lagoas**. Belo Horizonte, CPRM. (Projeto VIDA - Programa Gestão e Administração Territorial). 1996.
- PASSMORE, N. I. The relevance of the specific mate recognition concept to anuran reproductive biology. **Monitore Zoologico Italiano**, n. s. suplemento XV, 6: 93-108. 1981.
- PASSMORE, N. I. & TELFORD, S. R. The effect of chorus organization on mate localization in the painted reed frog (*Hyperolius marmoratus*). **Behav. Ecol. Sociobiol.**, 9: 291-293. 1981.
- PECHMANN, J. H. K.; SCOTT, D. E.; SEMLISCH, R. D.; CALDWELL, J. P.; VITT, L. J.; GIBBONS, J. W. Declining amphibian populations: the problem of separating human impacts from natural fluctuations. **Science**, 253: 892-895. 1991.
- PEHEK, E. L. Competition, pH, and the ecology of larval *Hyla andersonii*. **Ecology**. 76:1786-1793. 1995.
- PERRILL, S. A., GERHARDT, C. H. & DANIEL, R. Sexual parasitism in the green tree frog (*Hyla cinerea*). **Science**, 200: 1179-1180. 1978.
- PETRANKA, J. W. Response of toad tadpoles to conflicting chemical stimuli: predator avoidance versus "optimal" foraging. **Herpetologica**. 45: 283-292. 1989.
- PHILIPS, K. Where have all the frogs and toads gone? **BioScience**, 40: 422-424. 1990.
- PIANKA, E. R. The structure of lizard communities. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 4052: 53-74. 1973.
- PIANKA, E. R. **Evolutionary Ecology**. Harper & Row, New York, 356p. 1974.
- PIANKA, E. R. **Ecologia Evolutiva**. Ediciones Omega S. A., Barcelona, 19ed., 365p. 1982.
- PIELOU, E. C. **An Introduction to Mathematical Ecology**. Wiley-Interscience, New York. 1969.
- PILÓ, L. B. **Morfologia cárstica e materiais constituintes: dinâmica e evolução da Depressão Poligonal Macacos-Baú - Carste de Lagoa Santa, Minas Gerais**. Tese de Doutorado, Faculdade de Filosofia. Letras e Ciências Humanas, Univ. de São Paulo. 269p. 1998.

- PIMENTA, B. V. S.; CASALI, R. C. V.; SOUSA, S. E. M.; ELIAS, B. C. A.; CARNEIRO, P. C. F. & NASCIMENTO, L. B. Distribuição espacial e sazonal da anurofauna do Parque Municipal Aggeu Pio Sobrinho. Belo Horizonte, MG. **Resumos do XXIII Congresso Brasileiro de Zoologia**. p.457. 2000.
- POMBAL, JR., J. P. **Biologia reprodutiva de anuros (Amphibia) associados a uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Sudeste do Brasil**. Tese de Doutorado, Inst. Biociên. do Campus de Rio Claro, Univ. Estadual Paulista, Rio Claro, 164p. 1995.
- POMBAL, JR., J. P. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. **Rev. Brasil. Biol.**, Rio de Janeiro, 57 (4): 583-594. 1997.
- POMBAL, JR., J. P. & HADDAD, C. F. B. Espécies de *Phyllomedusa* do grupo *burmeisteri* do Brasil oriental, com descrição de uma nova espécie (Amphibia, Hylidae). **Rev. Brasil. Biol.**, 52(2): 217-229. 1992.
- POMBAL JR., J. P. & BASTOS, R. P. Nova espécie de *Scinax* Wagler, 1830 do Brasil Central (Amphibia Anura, Hylidae). **Bol. Mus. Nacional, N. S., Zool.**, Rio de Janeiro, p.1-11. 1996.
- POMBAL, JR., J. P.; SAZIMA, I. & HADDAD, C. F. B. Breeding behaviour of the pumpkin toadlet, *Brachycephalus ephippium* (Brachycephalidae). **J. Herpetol.**, 28: 516-519. 1994.
- POMBAL, JR., J. P., BASTOS, R. P. & HADDAD, C. F. B. Vocalizações de algumas espécies do gênero *Scinax* (Anura, Hylidae) do sudeste do Brasil e comentários taxonômicos. **Naturalis**, São Paulo, 20: 213-225. 1995.
- POUGH, F. H.; STEWART, M. M. & THOMAS, R. G. Physiological basis of habitat partitioning in Jamaican *Eleutherodactylus*. **Oecologia (Berl.)**, 27: 285-293. 1977.
- POUNDS, J.A. Disappearing gold. **BBC Wildlife**, 8 (12): 812-817. 1990.
- PRADO, G. M.; MOREIRA, D. A. C.; FRAIPONT, P.; SALVADOR, S. H. & RODRIGUES, T. M. Dados preliminares sobre a anurofauna da Reserva Biológica de Duas Bocas, Espírito Santo, Brasil. **Resumos do XXIII Congresso Brasileiro de Zoologia**. p.454. 2000.
- PRESTON, F. W. Time and space and the variation of species. **Ecology**, 29: 254-283. 1960.
- PROUS, A.; FOGAÇA, E. & RIBEIRO, L. Patrimônio arqueológico. In: APA Carste de Lagoa Santa - Patrimônio Espeleológico, Histórico e Cultural. Belo Horizonte, CPRM/IBAMA. 22 p., anexos e mapas. (Série APA Carste de Lagoa Santa, volume III). 1998.
- PUGLIESE, A.; ALVES, A. C. R. & POMBAL, JR., J. P. The tadpole of *Hyla rubicundula* (Anura: Hylidae). **Jour. Herpetol.**, 35 (4): 686-688. 2001.

- RABB, G. B. Evolutionary aspects of the reproductive behaviour of frogs. In: VIAL, J. L. (Ed). **Evolutionary Biology of the Anurans**, 213-227, Columbia: Univ. Missouri Press. 1973.
- RABB, G. B. Declining amphibian population. **Species**, 13/14:33-34. 1990.
- REINHARDT, J. & LÜTKEN, C. Bidrag til kundskab om Brasiliens Padder og krybdyr. **Vidensk. Meed. Naturhist. For. Kjöbenhavn**, n.º 10 –15, p.143-242, 6 pls. 1862 “1861”.
- RYAN, M. J. **The Tungara Frog: A Study in Sexual Selection and Communications**. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 1985.
- ROSSA-FERES, D. C. **Distribuição sazonal e espacial de girinos em corpos d’água na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura)**. Dissertação de Mestrado, Univ. Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, 186p. 1989.
- ROSSA-FERES, D. C. **Ecologia de uma comunidade de anfíbios anuros da região nordeste do Estado de São Paulo: microhabitat, sazonalidade, dieta e nicho multidimensional**. Tese de Doutorado. Univ. Estadual Paulista, Rio Claro, SP. 1997.
- ROSSA-FERES, D. C. & JIM, J. Distribuição sazonal em comunidades de anfíbios anuros na região de Botucatu, São Paulo. **Rev. Bras. Biol.** Rio de Janeiro, 54:323-334. 1994.
- ROSSA-FERES, D. C. & JIM, J. Distribuição espacial em comunidades de girinos na região de Botucatu, São Paulo. **Rev. Bras. Biol.**, 56: 309-316. 1996.
- ROSSA-FERES, D. C. & JIM, J. Similaridades do sítio de vocalização em uma comunidade de anfíbios na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. **Rev. Bras. Zool.**, 18 (2): 439-454. 2001.
- ROOT, R. B. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. **Evol. Monogr.**, 37: 317-350. 1967.
- ROUGHGARDEN, J. Evolution of niche width. **Am. Nat.**, 106: 683-718. 1972.
- ROUGHGARDEN, J. Species packing and the competition function with illustrations from coral reef fish. **Theoretical Population Biology**, 5: 163-186. 1974.
- ROWE, C. L. & DUNSON, W. A. Impacts of hidroperiod on growth and survival of larval amphibians in temporary ponds of Central Pennsylvania, USA. **Oecologia**, 102: 397-403. 1995.
- RYAN, M. J.; TUTTLE, M. D. & TAFT, L. K. The costs and benefits of frog chorusing behavior. **Behav. Ecol. Sociobiol.**, 8: 273-278. 1981.
- SALES, D. & YANGUAS, F. **Lagoa Santa na Internet**. (30 set. 1998) [on line]. Disponível: <http://www.lagoasanta.com.br/lagoacen/index.htm> [capturado em 09 jul. 2002]. 1998.

- SALTHER, S. N. & DUELLMAN, W. E. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. In: VIAL, J. L. (Ed.). **Evolutionary Biology of the Anurans. Contemporary Research on Major Problems**. Columbia: University of Missouri Press, 229-49. 1973.
- SALTHER, S. N. & MECHAM, J. S. reproductive and courtship patterns. In: LOFTS, B. (Ed.). **Physiology of the Amphibia**. New York: Academic Press, 309-521. 1974.
- SALVADOR, A. & CARRASCAL, L. M. Reproductive phenology and temporal patterns of mate access in Mediterranean anurans. **Jour. Herpetol.**, 24:438-441. 1990.
- SANDERS, H. L. Marine benthic diversity: a comparative study. **Am. Nat.**, 102: 243-282. 1968.
- SAZIMA, I. Hábitos reprodutivos e fase larvária de *Leptodactylus mystacinus* e *L. sibilatrix* (Anura, Leptodactylidae). Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo. 1975.
- SCHOENER, T. W. Resource partitioning in ecological communities. **Science**, 185: 27-39. 1974.
- SCHOENER, T. W. Presence and absence of habitat shift in some widespread lizard species. **Ecol. Monogr.**, 20:233-258. 1975.
- SCHWARTZ, J. J. The function of call alternation in anuran amphibians: a test of three hypotheses. **Evolution**, 41(3): 461-471. 1987.
- SCHWARTZ, J. J. & WELLS, K. D. An experimental study of acoustic interference between two species of Neotropical treefrogs. **Anim. Behav.**, 31: 181-190. 1983.
- SCHWARTZ, J. J. & WELLS, K. D. Interspecific acoustic interactions on the Neotropical treefrog, *Hyla ebraccata*. **Herpetologica**, 39 (2): 121-129. 1984.
- SCOTT JR., N. J. & CAMPBELL, H. W. A chronological bibliography, the history and status studies of herpetological communities, and suggestions for the future research. P.221-239. In: SCOTT JR., N.J. (Ed.). **Herpetological Communities**. Wildlife Research Report 13, Washington D.C. 1982.
- SEMLITSCH, R. D.; SCOTT, D. E.; PECHMANN, J. H. K. & GIBBONS, J. W. Structure and dynamics of an amphibian community. In: **Long-term studies of vertebrate communities**. p.217-247. 1996.
- SILVANO, D. L.; OLIVEIRA, L. C.; NASCIMENTO, L. B. & BEDÊ, L. C. Indicação ecológica por anfíbios anuros na região metropolitana de Belo Horizonte, MG. **Anais IV Congresso Latino-americano de Herpetologia**. p.197. 1996.

- SILVANO, D. L. Padrões de distribuição espacial e temporal e potencial indicador de qualidade ambiental dos anuros (Amphibia) na região da APA São José e entorno, MG, Brasil. Dissertação de Mestrado, Univ. Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 76p. 1999.
- SIMBERLOFF, D. & BOECKLEN, W. Santa Rosalia reconsidered size ratios and competition. *Evolution*, 35: 1206-1228. 1981.
- SIMPSON, E. H. Measurement of diversity. *Nature*, 163-688. 1949.
- SINSCH, U. Temporal spacing of breeding activity in the natterjack toad, *Bufo calamita*. *Oecologia*, 76:399-407. 1988.
- SINSCH, U. Migration orientation in anuran amphibians. *Ethol. Ecol. Evol.*, 2: 65-79. 1990.
- SKELLY, D. K. Tadpole communities. *Amer. Sci.*, 85: 36-45. 1997.
- SKELLY, D. K. & WERNER, E. E. Behaviour and life-historical responses of larval American toads to an odonate predator. *Ecology*, 71: 2313-2322. 1990.
- SLUYS, M. V. & ROCHA, C. F. D. Feeding and microhabitat utilization by two syntopic brazilian amazonian frogs (*Hyla minuta* and *Pseudopaludicola* sp. (gr. *falcipes*). *Rev. Brasil. Biol.*, 58 (4): 559-562. 1998.
- SMITH, D. C. Factors controlling tadpoles populations of the chorus frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royale, Michigan. *Ecology*, 64(3): 501-510. 1983.
- SNEATH, P. H. & SOKAL, R. R. Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numerical Classification. W. H. freeman & Co., San Francisco, 573p. 1973.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. Biometry. W. H. Freeman & Co. New York, 859pp. 1981.
- STEARNS, S. C. Life-history tactics: a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.* 51:3-47. 1976.
- STEBBINS, R. C. & COHEN, N. W. A Natural History of Amphibians. Princenton Univ. Press, Princenton, NJ. 1995.
- STEVENS, G. C. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *Am. Nat.*, 140 (6): 893-911. 1992.
- STONE, L.; DAYAN, T. & SIMBERLOFF, D. Community-wide assembly patterns unmarked: the importance of species differing geographical ranges. *Am. Nat.*, 148: 997-1015. 1996.
- STRAUGHAN, I. R. & HEYER, W. R. A functional analysis of the mating calls of the Neotropical frog genera of the *Leptodactylus* complex (Amphibia, Leptodactylidae). *Papéis Avulsos Zool.*, São Paulo, 29 (23). 221-245. 1976.

- STRONG, D. R.; SIMBERLOFF, D.; ABELE, L. G. & THISTLE, A. B. **Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence**. Princeton: Princeton University Press. 1984.
- STEWART, M. M. Climate driven populations fluctuations in rain forest frogs. **J. Herpetol.**, 29(3): 437-446. 1995.
- TINKLE, D. W. Observations of reptiles and amphibians in a Louisiana swamp. **Am. Midl. Nat.**, 62: 189-205. 1959.
- TOFT, C. A. & DUELLMAN, W. E. Anurans of the lower Rio Lullapichis, Amazonian Peru: a preliminary analysis of community structure. **Herpetologica**, 35: 71-77. 1979.
- TOFT, C. A. Resource partitioning in amphibians and reptiles. **Copeia**, 1985: 1-21. 1985.
- TOWNSEND, C. R. & HILDREW, A. G. Foraging strategies and co-existence in seasonal environments. **Oecologia** (Berlin), 38: 231-234. 1979.
- TOWNSEND, D. S. The consequences of microhabitat choice for male reproductive success in a tropical frog (*Eleutherodactylus coqui*). **Herpetologica**, 45: 451-458. 1989.
- TURNER, F. B. Population structure and dynamics of the western spotted frog *Rana p. pretiosa* Baird and Girard, in Yellowstone Park, Wyoming. **Ecol. Monogr.**, 30: 251-278. 1960.
- TURNER, F. B. The demography of frogs and toads. **Q. Rev. Biol.**, 37: 303-314. 1962.
- VANDERMEER, J. H. Niche theory. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 3: 107-132. 1972.
- VARGAS-S., F.; BOLAÑOS-L., M. E. & BERRIO-B. H. Notas sobre la ecología reproductiva de *Agalychnis saltator* (Anura: Hylidae) en una población de Anchiayá, Pacífico Colombiano. **Rev. Acad. Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales**, 24(90): 85-99. 2000.
- VITT, L. J.; CALDWELL, J. P.; WILBUR, H. M. & SMITH, D. C. Amphibians as harbingers of decay. **BioScience**, 40: 418. 1990.
- WARMING, E. & FERREI, M. G. **Lagoa Santa e a Vegetação de Cerrados Brasileiros**. São Paulo: Ed. da Universidade de São Paulo, 1973. 386p.
- WELLS, K. D. The courtship of frogs. In: TAYLOR D. H. & GUTTMAN S. I. (Eds.). **The Reproductive Biology of Amphibians**. Plenum Press. New York and London, 233-262. 1977.
- WELLS, K. D. Territoriality and male mating success in the green frog (*Rana clamitans*). **Ecology**, 58: 750-762. 1977a.

- WELLS, K. D. The social behaviour of anurans amphibians. **Anim. Behav.**, 25: 666-693. 1977b.
- WELLS, K. D. The effect of social interactions on anuran vocal behaviour. **In:** FRITZSCH, B., RYAN, M. J., WILCZYNSKI, W., HETHERINGTON, T. E. & WALKOWIAK, W. (Eds.). **The Evolution of the Amphibian Auditory System**. John Wiley and Sons, New York, 433-545. 1988.
- WELLS, K. D. & GREER, B. J. Vocal response to conspecific call in a neotropical hylid frog, *Hyla ebraccata*. **Copeia**, 1981 (3): 615-624. 1981.
- WELLS, K. D. & SCHWARTZ, J. J. The effect of vegetation on the propagation of calls in the neotropical frog *Centrolenella fleischmanni*. **Herpetologica**, 38(4): 449-455. 1982.
- WELLS, K. D. & BARD, K. M. Vocal communication in a neotropical treefrog, *Hyla ebraccata*: responses of female to advertisement and aggressive calls. **Behaviour**, 101: 200-210. 1987.
- WERNER, E. E. & HALL, D. J. Competition and habitat shift in two sunfishes. **Ecology**, 58:869-876. 1977.
- WEYGOLDT, P. Beobachtungen zur ökologie und biologie von fröschen an einem neotropischen bergbach. **Zool. Jb. Syst.**, 113: 429-454. 1986.
- WIENS, J. A. On competition and variable environments. **Am. Sci.** 65:590-597. 1977.
- WIEST, J. A., Jr. Anuran succession at temporary ponds in a post oak-savanna region of Texas. **In:** SCOTT, Jr., N. J. (Ed.) **Herpetological Communities** Wildlife Research Report. 13:39-47. 1982.
- WILBUR, H. M. Density-dependent aspects of growth and metamorphosis in *Bufo americanus*. **Ecology**, 58: 196-200. 1977.
- WILBUR, H. M. Regulation of structure in complex system: experimental temporary pond communities. **Ecology**, 68 (5): 1437-1452. 1987.
- WILBUR, H. M. Interactions between growing predators and growing prey. Pp. 157-172. **In:** EBENMAM, B. & PERSON, L. (Eds.). **Size-structure Population**. Springer-Verlag, Berlin. 1988.
- WILBUR, H. M. & COLLINS, J. P. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. **Science**, 182: 1305-1314. 1973.
- WILD, E. R. Natural history and resources use of four amazonian tadpoles assemblages. **Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. Hist.** 167:1-59. 1996.

- WILLIAMS, G. C. **Adaptation and Natural Selection. A critique of Some Current Evolutionary Thought**. Princeton: Princeton University Press. 307p. 1966.
- WITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon, California. **Ecol. Monogr.**, 30: 270-328. 1960.
- WOODWARD, B. D. Predator-prey interactions and breeding-pond use of temporary-pond species in a desert anuran community. **Ecology**, 64: 1549-1555. 1983.
- WOODWARD, B. D. Arrival to and location of *Bufo woodhousei* in the breeding pond: effects on the operational sex ratio. **Oecologia**, 62: 240-244. 1984
- ZAR, J. H. **Bioestatistical Analysis**. 4 ed. New Jersey: Prentice-Hall International, Inc. London, Sidney. Tokyo Toronto. 663p. 1999.
- ZARET, T. M. & PAINE, R. T. Species introduction in a tropical lake **Science**, 182: 449-455. 1973.
- ZIMMERMAN, B. L. & HÖDL, W. Distinction of *Phrynohyas resinificatrix* (Goeldi, 1907) from *Phrynohyas venulosa* (Laurenti, 1768) based on acoustical and behavioral parameters (Amphibia, Anura, Hylidae). **Zoologischer Anzeiger, Jena**, 56: 341-352. 1983
- ZIMMERMAN, B. L. & BIERREGAARD, R. O. Relevance of the equilibrium theory of island biogeography and species-area relations to conservation with a case from Amazonia. **J. Biogeography**, 13: 133-143. 1986.
- ZIMMERMAN, B. L. & RODRIGUES, M. T. Frogs, snake, and lizards of the INPA – WWF Reserves near Manaus, Brazil. In: GENTRY, A. H. (Ed). **Four Neotropical Rainforests**. Yale University Press, New Haven. 1990.
- ZIMMERMAN, B. L. & SIMBERLOFF, D. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian forest. **J. Biogeography**, 23: 27-46. 1996.
- ZUG, G. R. **Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles**. Academic Press Inc., San Diego, 527p. 1993

8 – APÊNDICE

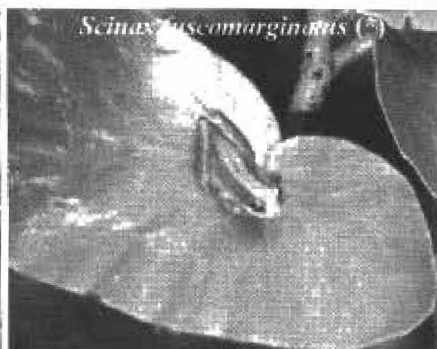
Fotos de algumas espécies registradas na lagoa temporária do Distrito da Lapinha, Lagoa Santa (MG). Os asteriscos indicam os espécimes registrados na lagoa, mas que não foram fotografados em campo. *Physalaemus cuvieri* e *P. fuscomaculatus* foram às únicas espécies com ocorrência na lagoa para as quais não foi possível obter o registro fotográfico.



Bufo paracnemis
(parcialmente imerso)



Agregação de girinos de *B. paracnemis*



Scinax fuscomarginatus (*)



Hyla faber (empoleirada – galho de
vegetação arbustiva de alto porte)



Hyla faber
(parcialmente imerso no chão)



Scinax al. eurydice (*)



Leptodactylus ocellatus
(parcialmente imerso)



Jovem de *Leptodactylus ocellatus*
(sobre vegetação aquática)



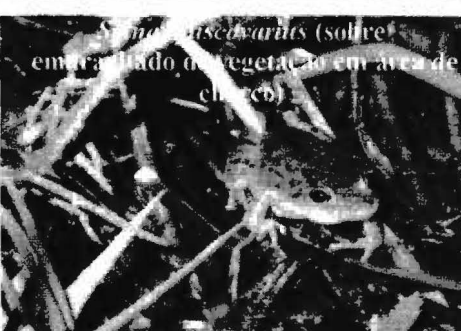
Hyla rubicundula (empoleirada –
folha vegetação herbácea)



Casal de *Hyla rubicundula*
(amplexo)



Hyla minuta
(sobre vegetação aquática)



Scinax fuscomarginatus (sobre
embaulado de vegetação em área de
enchimento)

Fotos por Breno C. A. Elias



Foto por Bruno Pimenta

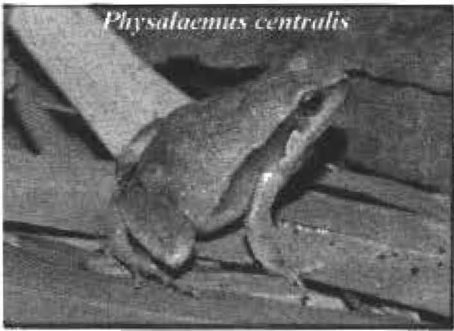


Foto por Breno C. A. Elias

